



Molekulargenetische Charakterisierung von Schafrassen Europas und des Nahen Ostens auf der Basis von Mikrosatelliten

Christina Peter

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines
Dr. med. vet.

beim Fachbereich Veterinärmedizin
der Justus-Liebig-Universität Gießen

édition scientifique
VVB LAUFERSWEILER VERLAG

Das Werk ist in allen seinen Teilen urheberrechtlich geschützt.

Jede Verwertung ist ohne schriftliche Zustimmung des Autors oder des Verlages unzulässig. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung in und Verarbeitung durch elektronische Systeme.

1. Auflage 2005

All rights reserved. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted, in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording, or otherwise, without the prior written permission of the Author or the Publishers.

1st Edition 2005

© 2005 by VVB LAUFERSWEILER VERLAG, WETTENBERG
Printed in Germany



VVB LAUFERSWEILER VERLAG
édition scientifique

GLEIBERGER WEG 4, D-35435 WETTENBERG
Tel: 06406-4413 Fax: 06406-72757
Email: VVB-IPS@T-ONLINE.DE

www.doktorverlag.de

Aus dem Institut für Tierzucht und Haustiergenetik
der Justus-Liebig-Universität Gießen

Betreuer: Prof. Dr. G. Erhardt

**MOLEKULARGENETISCHE CHARAKTERISIERUNG VON
SCHAFRASSEN EUROPAS UND DES NAHEN OSTENS
AUF DER BASIS VON MIKROSATELLITEN**

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung des Grades eines
Dr. med. vet.
beim Fachbereich Veterinärmedizin
der Justus-Liebig-Universität Gießen

eingereicht von

Christina Peter

Tierärztin aus Werne

Gießen 2005

**Mit Genehmigung des Fachbereichs Veterinärmedizin
der Justus-Liebig-Universität Gießen**

Dekan: Prof. Dr. M. Reinacher

Gutachter:

Prof. Dr. G. Erhardt

Prof. Dr. G. Reiner

Tag der Disputation: 01.12.2005

Die Untersuchungen wurden aus Mitteln der Europäischen Union finanziert
(ECONOGENE QLK5-CT-2001-02461).

Meiner Familie

*„Wissen, was man weiß,
und wissen, was man nicht weiß,
das ist wahres Wissen.“*

Konfuzius

1	EINLEITUNG.....	1
2	LITERATURÜBERSICHT	3
2.1	Domestikation der Hausschafe und deren Ausbreitung nach Europa	3
2.2	Bedrohungsstatus der Schafrassen Europas	6
2.3	Ursachen für das Aussterben von Rassen.....	7
2.4	Gründe für die Erhaltung von Rassen	8
2.5	Mikrosatelliten als Markersystem zur Darstellung genetischer Diversität	10
2.5.1	Mutationsraten und -mechanismen	11
2.5.2	Mutationsmodelle.....	12
2.5.3	Anwendungsgebiete von Mikrosatelliten	12
2.5.4	Nachteile von Mikrosatelliten.....	13
2.5.4.1	Nullallele.....	14
2.6	Stand der Kartierung des Schafgenoms	16
2.7	Untersuchungen zur genetischen Diversität beim Schaf	16
2.8	Einflussfaktoren auf die genetische Variation.....	23
2.9	Darstellung genetischer Differenzierung	24
2.9.1	Neis Gendifferenzierungskoeffizient G_{ST}	24
2.9.2	Wright's F-Statistik.....	24
2.9.3	Weir and Cockerhams F-Statistik.....	25
2.10	Statistische Verfahren zur Analyse von Populationsstrukturen.....	26
2.10.1	Hauptkomponentenanalyse	26
2.10.2	Bayesian Model-based Clustering Analyse.....	27
2.11	Genetische Distanzen als Maß genetischer Diversität	28
2.12	Identifizierung von unter Selektion stehenden Genorten	29
2.13	Zuordnung von Einzeltieren zu ihrer Ursprungspopulation	30
3	MATERIAL UND METHODEN	33
3.1	Probenmaterial.....	33
3.1.1	Stichprobenmaterial	33
3.1.2	Standardproben	34
3.1.2.1	DNA-Proben zur Standardisierung.....	34
3.1.2.2	Längen- und Konzentrationsstandards	34
3.2	Verbrauchsmaterialien	38
3.2.1	Chemikalien, Puffer und Reaktionskits.....	38
3.2.2	Enzyme.....	38

3.2.3	Oligonukleotide	38
3.2.4	Plastikwaren, Filter und Tücher	38
3.3	Geräte	39
3.4	Computerprogramme	39
3.5	Molekularbiologische Methoden.....	41
3.5.1	Gewinnung von Leukozyten aus Vollblut	41
3.5.2	Isolation von DNA aus Leukozyten.....	41
3.5.3	Bestimmung der DNA-Qualität bzw. -Quantität	41
3.5.4	Polymerasekettenreaktion (PCR)	41
3.5.4.1	Mikrosatellitenmarker	41
3.5.4.2	Einzel-PCR-Bedingungen	44
3.5.4.3	Multiplex-PCR zur Analyse am ABI PRISM® 377 DNA Sequencer.....	45
3.5.5	Überprüfung der PCR-Bedingungen mit Hilfe eines Agarosegels	47
3.5.6	Denaturierende Polyacrylamidgelelektrophorese mit dem DNA Sequencer	48
3.5.6.1	Gellösung und -herstellung.....	48
3.5.6.2	Probenansatz und -vorbereitung.....	49
3.5.6.3	Gelelektrophorese	49
3.5.7	Standardisierung der Elektrophoreseergebnisse	49
3.6	Biometrische Methoden	50
3.6.1	Allelfrequenzen, F_{IS} -Indizes, Hardy-Weinberg-Gleichgewicht und PIC-Werte	50
3.6.2	Kopplungsungleichgewicht.....	50
3.6.3	Ausreißer-Analyse	50
3.6.4	Genetische Variabilität innerhalb der Populationen.....	51
3.6.5	Überprüfung des Vorliegens eines Flaschenhalses	51
3.6.6	Populationsstrukturen und genetische Variabilität zwischen den Populationen.....	51
3.6.6.1	F-Statistik.....	51
3.6.6.2	Genfluss.....	52
3.6.6.3	Genetische Distanzen.....	52
3.6.6.4	Phylogenetische Bäume.....	52
3.6.6.5	Neighbor-Net Methode.....	52
3.6.6.6	Hauptkomponentenanalyse	53
3.6.6.7	Bayesian Model-based Clustering Analyse.....	53
3.6.7	Zuordnung von Einzelindividuen zu ihrer Ursprungspopulation.....	53

3.6.8	Korrelation zwischen geographischer und genetischer Distanz	53
4	ERGEBNISSE	54
4.1	Typisierbarkeit der Mikrosatelliten	54
4.2	Fehlende Typisierungsergebnisse	54
4.3	Genotypen der Standardproben	54
4.4	Tests auf Gleichgewichte	54
4.4.1	Hardy-Weinberg-Gleichgewicht	54
4.4.2	Kopplungsgleichgewicht	55
4.5	Untersuchung auf unter Selektion stehende Genorte	55
4.6	Genetische Variabilität innerhalb der Rassen	56
4.6.1	Private Allele	57
4.6.2	Geographische Verteilung der genetischen Diversität	59
4.6.3	F-Statistik	61
4.7	Genetische Differenzierung zwischen den Rassen	61
4.7.1	Genfluss	64
4.7.2	Überprüfung des Vorliegens eines kürzlich durchlaufenen Flaschenhalses	65
4.7.3	Genetische Distanzen	65
4.7.4	Neighbor-Joining Baum und Neighbor-Net	66
4.8	Populationsstrukturen	70
4.8.1	Hauptkomponentenanalyse	70
4.8.2	Bayesian Model-based Clustering Analyse	71
4.9	Rassezuordnung von Einzeltieren zu ihrer Ursprungspopulation	77
5	DISKUSSION	80
5.1	Evaluierung der Mikrosatelliten als Marker für Diversitätsstudien	80
5.2	Eignung des Probensammelschemas	81
5.3	Nullallele	81
5.4	Unter Selektion stehende Genorte	82
5.5	Genetische Variabilität innerhalb der Rassen	86
5.5.1	Hardy-Weinberg-Gleichgewicht über alle Genorte je Rasse	87
5.6	Genetische Variabilität zwischen den Rassen	88
5.6.1	Genetische Differenzierung	88
5.6.2	Populationsstrukturen	89
5.7	Phylogenetische Beziehungen der Rassen	90

INHALTSVERZEICHNIS

5.7.1	Beziehungen der Rassen innerhalb eines Landes.....	90
5.7.2	Beziehungen der Rassen zwischen den Ländern	96
5.8	Beurteilung der eingesetzten statistischen Methoden zur Aufdeckung von Populationsstrukturen.....	97
5.9	Methoden der Zuordnung von Einzeltieren zu ihrer Ursprungspopulation	98
6	ZUSAMMENFASSUNG.....	101
7	SUMMARY.....	104
8	LITERATURVERZEICHNIS.....	107
9	ANHANG.....	123
9.1	Zuchtgeschichte und Herkunft der untersuchten Schafrassen	123

Abbildung 1:	Die Ausbreitung der Hausschafe nach Europa (Ryder, 1983).....	4
Abbildung 2:	Phylogenetischer Stammbaum von Haus- und Wildschafen basierend auf Polymorphismen in der Kontrollregion mitochondrialer DNA (Hiendleder et al., 1998b).....	5
Abbildung 3:	Bedrohungsstatus europäischer Schafrassen im Vergleich 1995 und 1999 (FAO, 2000a).....	6
Abbildung 4:	Ungleiches Crossing-over zweier Schwesterchromatiden.	12
Abbildung 5:	Elektrophoresemuster des Mikrosatelliten <i>BM1329</i> mit und ohne „PIGtailing“ (Brownstein et al., 1996).	13
Abbildung 6:	Geographische Zuordnung der Schafrassen.	35
Abbildung 7:	Streudiagramm beobachteter F_{ST} - und Heterozygotiewerte der 31 Mikrosatellitenmarker.	56
Abbildung 8:	Verteilung der genetischen Diversität (H_E) und der korrigierten mittleren Anzahl Allele je Rasse („allelic richness“) nach Zusammenfassung der Rassen eines Landes.....	60
Abbildung 9:	Ungewurzelter Konsensus-Baum rekonstruiert mit Reynolds Distanz D_R auf Basis von 28 Mikrosatelliten.	67
Abbildung 10:	Neighbor-Net auf Basis von Reynolds Distanz D_R basierend auf 28 Mikrosatelliten.	69
Abbildung 11:	Streudiagramm der ersten beiden Hauptkomponenten der Allelfrequenzen von 28 Mikrosatellitenmarkern.....	70
Abbildung 12:	Logarithmierte Wahrscheinlichkeiten ($\ln \Pr(X \mid K)$) bei Annahme von $K = 1$ bis $K = 45$ Subpopulationen.	71
Abbildung 13:	Verteilung der Rassen bei Annahme von $K = 2$ Clustern.	74
Abbildung 14:	Graphische Darstellung der jeweiligen Subpopulationsanteile bei Annahme von $K = 5$ Subpopulationen.	75
Abbildung 15:	Genetische Kopplungskarte des ovinen Chromosoms 11 (OAR11) (modifiziert) (McLaren et al., 1997).....	84

TABELLENVERZEICHNIS

Tabelle 1: Auf der Basis von Mikrosatelliten durchgeführte Diversitätsstudien in spanischen Schafrassen.....	18
Tabelle 2: Auf der Basis von Mikrosatelliten durchgeführte Diversitätsstudien weiterer europäischer und nicht europäischer Schafrassen.	20
Tabelle 3: Auf der Basis von Mikrosatelliten für verschiedene Tierarten geschätzte F_{ST} - und G_{ST} -Werte nach Wright* (1951), Nei** (1973b) und Weir und Cockerham*** (1984).	26
Tabelle 4: Schafrassen mit Abkürzung (Abk.), Anzahl untersuchter Proben (n), Herkunftsland und -region (NUTS2).	36
Tabelle 5: Typisierungslabor (Lab), Kartierung (OAR), Primersequenzen (fett: PIGtail) und Allellängen (bp) der verwendeten Mikrosatellitenmarker.	42
Tabelle 6: Einzel-PCR-Bedingungen der Mikrosatelliten zur Analyse im <i>ALFexpress</i>	45
Tabelle 7: Einzel-PCR-Bedingungen der Mikrosatelliten zur Analyse im <i>ABI Prism® 377</i> DNA Sequencer.	45
Tabelle 8: 10x Primermix Multiplex Nr.1: <i>OarAE129/HUJ616/OarFCB128</i>	46
Tabelle 9: 10x Primermix Multiplex Nr.2: <i>DYMS1/OarHH47/OarVH72</i>	46
Tabelle 10: 10x Primermix Multiplex Nr.3: <i>BM8125/OarCP34</i>	46
Tabelle 11: Jeweiliger Reaktionsansatz für die in den Tabellen 8 bis 10 aufgeführten Multiplex-PCR-Reaktionen Nr. 1 bis Nr.3.	47
Tabelle 12: Jeweiliges PCR-Protokoll für die Multiplex-PCR-Reaktionen.	47
Tabelle 13: Durchschnittliche Anzahl Allele je Rasse (MNA), beobachtete (H_O) und erwartete (H_E) Heterozygotie, $F_{IS}(W\&C)$ -Werte mit Signifikanzen (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$) und Anzahl privater Allele (n_{privat}).	58
Tabelle 14: Anzahl Allele (n_a), F-Statistik nach Weir und Cockerham (1984) ($F_{IS}(W\&C)$, $F_{IT}(W\&C)$ und $F_{ST}(W\&C)$) und deren Signifikanz je Locus über alle Rassen gemittelt.	62
Tabelle 15: Genetische Diversitätsparameter H_O , H_S , D_{ST} , H_T und G_{ST} nach Nei (1973b) je Locus über alle Populationen gemittelt.	63
Tabelle 16: N_m -Werte aller Rassekombinationen mit N_m -Wert >10	64
Tabelle 17: Korrelationen zwischen den Distanzmaßen D_C , D_A , D_S und D_R (obere Hälfte) und ihre Signifikanzen (** $p < 0,01$) (untere Hälfte).....	65
Tabelle 18: Zuordnung der Rassen bei Annahme von $K = 5$ Subpopulationen in vier unabhängigen Läufen.....	76
Tabelle 19: Zuordnung von 10000 simulierten Individuen zu ihrer Ursprungspopulation mit einer Wahrscheinlichkeit von 99 % auf Basis von Distanzen (D_C , D_S , D_A), Allelfrequenzen und mit Hilfe der Bayesian Methode.	78
Tabelle 20: Direkte Zuordnung von Individuen zu ihrer Ursprungspopulation.	79

Tabelle A: Hoch signifikante Abweichungen (** $p < 0,01$) vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht je Marker und Rasse	131
Tabelle B: Kopplungsungleichgewichte zwischen den Mikrosatellitenmarkern	133
Tabelle C: PIC-Werte der Mikrosatellitenmarker	134
Tabelle D: Anzahl Migranten pro Generation (Nm) (oberhalb der Diagonalen) und genetische Distanz nach Reynolds D_R (unterhalb der Diagonalen)	135
Tabelle E: Allelfrequenzen Marker <i>OarFCB193</i>	140
Abbildung A: Verteilung der Hauptschafttypen Europas und der Mittelmeerregion (Ryder, 1984)	123
Abbildung B: Verbreitung der wichtigsten Schafrassen der Türkei (Mason, 1967).	124
Abbildung C: Entstehung der Merino-, Churro- und Entrefinorassen	126
Abbildung D: Im Rahmen der Arbeit untersuchte Zackelschaf-, Tsigai- und Rudarassen und deren Herkunftsländer.	128
Abbildung E: Verteilung der Rassen beispielhaft an einem Lauf bei Annahme von $K = 3$ bzw. $K = 4$ Subpopulationen.	142

A	Adenin
APS	Ammoniumpersulfat
bp	Basenpaar
bzw.	beziehungsweise
C	Cytosin
°C	Grad Celsius
d. h.	das heißt
D _A	Genetische Distanz nach Nei (1983)
D _C	Genetische Distanz nach Cavalli-Sforza und Edwards (1967)
DMSO	Dimethylsulfoxid
DNA	Desoxyribonukleinsäure
D _R	Genetische Distanz nach Reynolds (1983)
D _S	Genetische Standarddistanz nach Nei (1972)
EST	expressed sequence tag
FAO	Food and Agriculture Organization der Vereinten Nationen
F _{IT} (W&C)	Fixationsindex innerhalb Gesamtpopulation nach Weir und Cockerham (1984)
F _{IS} (W&C)	Fixationsindex innerhalb Subpopulation nach Weir und Cockerham (1984)
F _{ST} (W&C)	Genetische Differenzierung nach Weir und Cockerham (1984)
G	Guanin
G _{ST}	Gendifferenzierungskoeffizient nach Nei (1973b)
h	Stunde
H ₂ O	Wasser
H _O	beobachtete Heterozygotie
H _E	erwartete Heterozygotie
H _S	erwartete Heterozygotie nach Nei (1973b)
IAM	infinite alleles model
K	Anzahl angenommener Subpopulationen
kb	Kilobasen
mA	Milliampere
MgCl ₂	Magnesiumchlorid
MHC	Haupthistokompatibilitätskomplex
min	Minute
ml	Milliliter
mM	millimolar
mm	Millimeter
mmol	Millimol
µl	Mikroliter
µm	Mikrometer

μmol	Mikromol
MNA	durchschnittliche Anzahl Allele je Rasse
mtDNA	mitochondriale DNA
n	Anzahl
ng	Nanogramm
nm	Nanometer
<i>N_m</i>	Anzahl Migranten pro Generation (Wright, 1931)
N. N.	Normalnull
Nr.	Nummer
NUTS	nomenclature of territorial statistics
<i>O.</i>	<i>Ovis</i>
OAR	ovines Chromosom
o. g.	oben genannt
PAA	Polyacrylamid
PCR	Polymerasekettenreaktion
pmol	Picomol
QTL	quantitative trait locus
RFLP	Restriktionsfragment-Längenpolymorphismus
rpm	Umdrehungen pro Minute
s	Sekunde
SNP	single nucleotide polymorphism
sog.	so genannt
SSCP	single strand conformation polymorphism
SSM	stepwise mutation model
T	Thymin
Tab.	Tabelle
<i>Taq</i>	<i>Thermus aquaticus</i>
TBE	Tris-Borsäure/EDTA-Puffer
TE	Tris-EDTA-Puffer
TEMED	N, N, N', N'-Tetramethylethyldiamin
Tris	Tris(hydroxymethyl)aminomethan
U	Unit
V	Volt
v. Chr.	vor Christi Geburt
v/v	Volumenprozent
w/v	Gewichtsprozent
x	-fach konzentriert
z. B.	zum Beispiel

1 Einleitung

Die aktuelle „World Watch List for Domestic Animal Diversity“ (FAO, 2000a) listet mehr als 6300 Nutztierassen, die insgesamt 30 domestizierten Nutztierarten angehören. Diese Nutztierassen entwickelten sich im Zuge der Domestikation und der darauf folgenden Selektion durch die Natur und den Menschen im Laufe der letzten 12 000 Jahre. Während dieser Zeit haben Nutztierassen eine einzigartige Anpassung an die landwirtschaftlichen Produktionssysteme und agrar-ökologische Umwelt erfahren. Ihre genetische Vielfalt lieferte das Material für die Zuchterfolge in den entwickelten Ländern im 19. und 20. Jahrhundert, so dass sie eine einzigartige Ressource bilden, um aktuellen und zukünftigen Anforderungen an die Tierproduktion gerecht zu werden (Hanotte und Jianlin, 2005).

In den letzten Jahrzehnten hat die Biodiversität tiergenetischer Ressourcen vor allem im Nutztierbereich hochgradig abgenommen (FAO, 1999). Weltweiten Schätzungen zufolge sind im Laufe des letzten Jahrhunderts ca. 20 % der Nutztierassen ausgestorben (FAOSTAT, 1999). In den europäischen Industrieländern liegt die Ursache hierfür vor allem in der Spezialisierung und Intensivierung der Landwirtschaft im Zuge technologischer Veränderungen, in seltenen Fällen aber auch in klimatischen Veränderungen, Kriegen und sozialen Unruhen (FAO, 1998b).

Gerade in der Landnutzung marginaler Gebiete spielt die Tierhaltung eine sehr bedeutende Rolle, wobei sich in diesen Gebieten stark angepasste lokale Rassen entwickelten, die ein kulturelles Erbe darstellen, das es zu erhalten gilt (Gandini und Villa, 2003).

In Europa werden rund 48 % aller weltweit bekannten Schafrassen gehalten, obwohl hier lediglich 18 % (185 Mio.) der weltweit gehaltenen Schafe vorkommen. Im Vergleich zu anderen Kontinenten zeigt sich somit in Europa eine sehr hohe Rassenvielfalt, die ursächlich vor allem auf eine hochgradige Anpassung an die große Landschafts- (Hochgebirge, Flachland) und Klimavielfalt (feucht-kaltes Klima in Nordeuropa, trocken-heißes in der Mittelmeerregion) des Kontinents zurückzuführen ist.

Derzeit sind knapp 20 % aller bekannten europäischen Schafrassen ausgestorben und ca. 15 % vom Aussterben bedroht (FAOSTAT, 1999). Um dieser generellen Entwicklung entgegenzuwirken, beschloss die „United Nations Conference on Environment and Development“ 1992 in ihrer „International Convention on Biological Diversity“ (Agenda 21), die biologische Vielfalt nachhaltig zu schützen. Hierzu wurden sowohl auf internationaler als auch auf nationaler Ebene Programme zur Erhaltung tiergenetischer Ressourcen etabliert. Um finanzielle Mittel im Rahmen von Erhaltungsmaßnahmen gezielt und sinnvoll einsetzen zu können, muss zunächst eine Dokumentation und

populationsgenetische Beurteilung der Rassen durchgeführt werden. Letztgenannte erfolgt heute unter anderem auf Basis molekulargenetischer Untersuchungen, die eine Charakterisierung und Evaluierung sowohl von Rassen als auch von Individuen ermöglichen, da gerade im Bereich der Nutztierdiversität ein sehr hoher Prozentsatz der genetischen Varianz innerhalb der Rassen zu finden ist (Bruford et al., 2003; Hammond und Leitch, 1995). Die Bedeutung von Mikrosatelliten für die Untersuchung genetischer Diversität von Nutztierassen wurde bereits sehr früh erkannt (MacHugh et al., 1994), so dass sie derzeit zu den am häufigsten verwendeten Markern in Diversitätsstudien zählen (Baumung et al., 2004).

Die Food and Agriculture Organization (FAO) der Vereinten Nationen empfahl 1998 für Diversitätsstudien beim Schaf einen Satz von 27 Mikrosatelliten und versuchte somit den Gebrauch von Mikrosatelliten für die Charakterisierung genetischer Diversität zwischen und innerhalb von Rassen zu standardisieren (FAO, 1998a). Baumung et al. (2004) zeigten jedoch auf, dass lediglich zwischen neun und 35 % der in Diversitätsstudien beim Schaf verwendeten Marker aus dieser Empfehlungsliste stammten. Ein weiteres Problem stellt die Tatsache dar, dass sich die in den letzten Jahren durchgeführten Untersuchungen zur Diversität von Schafrassen (Álvarez et al., 2004; Arora und Bhatia, 2004; Arranz et al., 1998; Arranz et al., 2001a; Diez-Tascón et al., 2000; Farid et al., 2000; Pariset et al., 2003; Rendo et al., 2004; Stahlberger-Saitbekova et al., 2001; Tapio et al., 2003) stark in ihrer Marker- und Rasseauswahl unterscheiden, so dass eine Verknüpfung der Ergebnisse nur in eingeschränktem Maße möglich ist.

Ziel dieser Arbeit ist es, eine Evaluierung verschiedener publizierter und von der FAO (FAO, 1998a) empfohlener Mikrosatellitenmarker vorzunehmen, auf ihrer Basis die genetische Vielfalt zwischen und innerhalb von Schafrassen Europas und des Nahen Ostens zu charakterisieren und Populationsstrukturen aufzuzeigen. Hierdurch sollen genetische Informationen über eine große Zahl autochthoner und teilweise vom Aussterben bedrohter Rassen erhalten werden, um diese in Erhaltungsmaßnahmen berücksichtigen zu können. Darüber hinaus soll mit Hilfe von Referenzproben eine Verknüpfung mit bisherigen und zukünftigen Projekten ermöglicht werden.

2 Literaturübersicht

2.1 Domestikation der Hausschafe und deren Ausbreitung nach Europa

Das Schaf gehört gemeinsam mit der Ziege und dem Hund zu den ersten domestizierten Tierarten (Benecke, 1994; Ryder, 1984). In der Altsteinzeit (Paläolithikum; 2,4 Mio. bis 8000 Jahre v. Chr.) lebten die Menschen ausschließlich von Sammelwirtschaft und Jagd. Die Erträge dieser Wirtschaftsweise waren in starkem Maße von Zufällen abhängig, so dass immer wieder Hungerperioden unterschiedlicher Dauer auftraten. Ende der Mittelsteinzeit (Mesolithikum, 8000 bis 6000 v. Chr.), Anfang der Jungsteinzeit (Neolithikum, 6000 bis 1600 v. Chr.) ging der Mensch in Vorderasien dazu über, Wildtiere zu domestizieren statt sie ausschließlich zu jagen. Dieser Umbruch wird als „Neolithische Revolution“ bezeichnet wird (König, 1968; Zeuner, 1963). Die Haltung von Tieren und der Anbau von Kulturpflanzen erforderten es, zum Bau fester Siedlungen überzugehen. Dass nun gerade das Schaf zu den ersten domestizierten Tierarten gehörte, ist vor allem in seiner Vielseitigkeit begründet. Es diente als Lieferant für Fleisch, Milch, Wolle und Felle und in vielen Kulturkreisen als Opfertier. Darüber hinaus spielte seine besondere Genügsamkeit eine wichtige Rolle (Grzimek, 1988; Legel, 1990).

Als Domestikationsort der Schafe gilt der so genannte „Fruchtbare Halbmond“. Dieser umfasst die Region des heutigen Nahen Ostens (Benecke, 1994). Im Westen wird sie durch das Mittelmeer, im Osten durch die Flüsse Euphrat und Tigris begrenzt und schließt heute Teile Israels, der West Bank (historisches Judäa und Samaria), Jordaniens, des Libanon, Syriens und des Irak ein (Ryder, 1984). Erste Hinweise auf die Domestikation der Schafe gehen bis ins Jahr 9.000 v. Chr. nach Zawi Chemi Shanidar im Nordirak zurück (Bökönyi, 1976; Ryder, 1984).

Von diesem Zentrum der Domestikation aus wurde die Verbreitung der Schafe in den Norden Europas durch militärische Auseinandersetzungen und Wanderungen nomadischer Stämme begünstigt (Sokal et al., 1991). Archäologische Funde weisen darauf hin, dass domestizierte Schafe im Balkan bereits vor mehr als 8000 Jahren anzutreffen waren, von wo aus sie sich nach Südungarn und in das Karpatenbecken ausbreiteten (7000 bis 6000 v. Chr.), was auch als die Donau-Route bezeichnet wird (Abbildung 1). Anschließend wurden die Schafe nach Mittel-, West- und Nordeuropa gebracht, wo sie seit 6000 Jahren in Mitteleuropa und in den Niederlanden, wie auch im nördlichen Frankreich verbreitet sind. 1000 Jahre später waren sie auch in Südfrankreich anzutreffen, wobei hier vor allem eine weitere Expansion durch den Handel an den Küsten des Mittelmeers stattfand (Küstenroute, Abbildung 1). Über den Atlantik gelangten die Schafe dann bis hin zu den britischen Inseln, von wo aus sie ca. 3000 v. Chr. die kimbrische

Halbinsel erreichten. Von dort aus gelangten sie 1000 Jahre später nach Skandinavien (Herre und Röhrs, 1990).

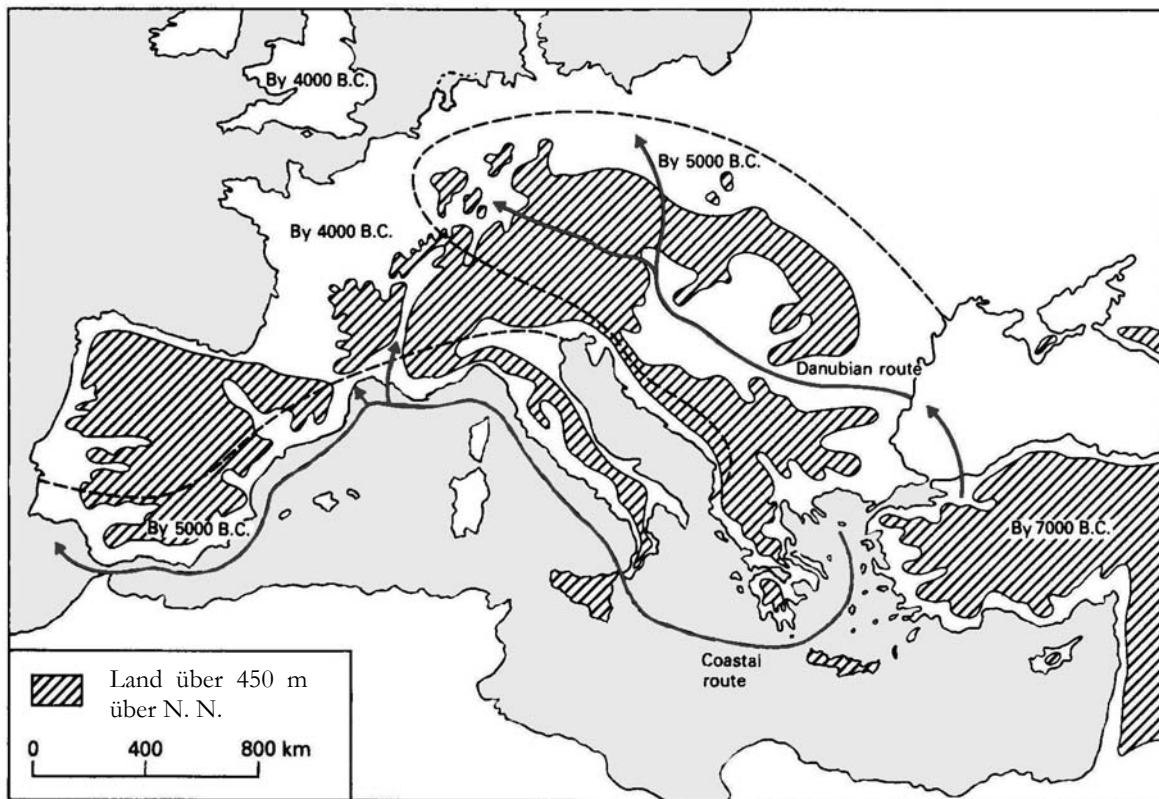


Abbildung 1: Die Ausbreitung der Hausschafe nach Europa (Ryder, 1983).

Die Pfeile stellen die Ausbreitungswege der Hausschafe (Donau- und Küstenroute), die gestrichelten Linien deren Ausbreitung dar.

Die Forschung beschäftigt sich schon sehr lange mit der Suche nach den ursprünglich domestizierten Stammformen der Haustiere. Hierbei existieren vor allem bei den Hausschafen (*O. aries*) unterschiedliche Hypothesen.

So beschreibt Zeuner (1963) das Urial (*O. vignei*) als das erste domestizierte Schaf im Aral-Kaspischen Becken. Von hier aus soll sich diese domestizierte Form über den Nahen Osten bis nach Europa ausgebreitet haben. Eine weitere Linie an europäischen Rassen soll von europäischen bzw. asiatischen Mufflonherden (*O. musimon* bzw. *O. orientalis*) abstammen und nach Europa verbracht worden sein. Hier verkreuzten sie sich mit Urialnachkommen. Darüber hinaus sollen auch immer Argaliallele (*O. ammon*) in diese Linien eingebracht worden sein (Zeuner, 1963).

Ausgiebige Studien durch Nadler et al. (1971) und Woronzow et al. (1972) ermittelten die Chromosomenanzahl verschiedener Urial- ($2n = 58$), Mufflon- ($2n = 54$) und Argali-populationen ($2n = 56$). Da asiatische und europäische Hausschafe einen

Chromosomensatz von $2n = 54$ besitzen, führte dies zu der Schlussfolgerung, dass das Mufflon der Vorfahr der Hausschafe sein musste. Allerdings besitzen Hybriden verschiedener Wildschafformen Chromosomensätze von $2n = 55, 56$ oder 57 und sind fruchtbar. Darüber hinaus führt die Paarung von Argaliböcken ($2n = 56$) mit Mufflonmuttertieren ($2n = 54$) zu Hybridmuttertieren, deren Eizellen 27 Chromosomen besitzen. Daher lag die Vermutung nahe, dass eine präzygotische Selektion hin zu einem kleineren Chromosomensatz stattfindet und somit ein Chromosomensatz von $2n = 54$ nicht unmittelbar vom Mufflon stammen musste. Ein Beispiel für diese Vermutung lieferte die Kreuzung von Argali ($2n = 58$) mit Merinoschafen ($n = 54$), deren Nachkommen die Rasse Arkharo-Merinos mit $2n = 54$ bildet (Ryder, 1984).

Hiendleder et al. (1998b) fanden demgegenüber anhand von vergleichenden Studien der mitochondrialen Kontrollregion verschiedener Wildschafe und Hausschafzuchten Europas und Asiens heraus, dass von maternaler Seite weder das Urial noch das Argali mit den europäischen oder asiatischen Hausschafen verwandt ist. Ferner identifizierten sie eine europäische und eine asiatische Haupt-Hausschaf-mtDNA-Linie (Abbildung 2).

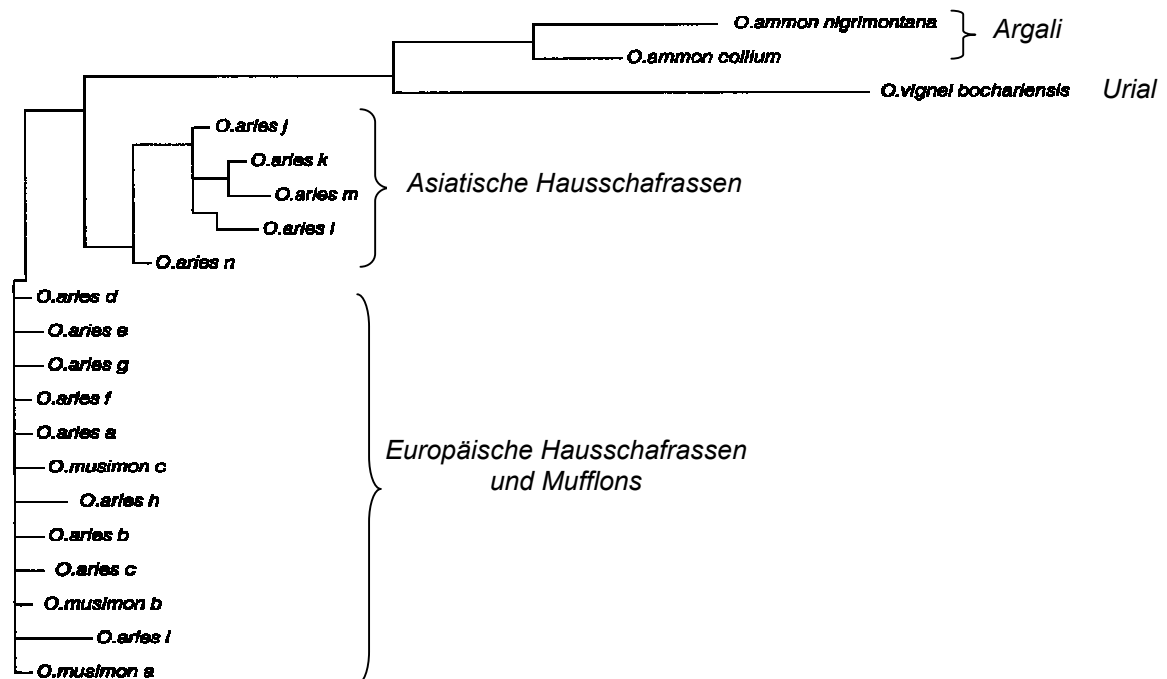


Abbildung 2: Phylogenetischer Stammbaum von Haus- und Wildschafen basierend auf Polymorphismen in der Kontrollregion mitochondrialer DNA (Hiendleder et al., 1998b).

Die europäische Hauptlinie umfasste neben den europäischen Schafzuchten auch europäische Mufflons. Hieraus schlussfolgerten die Autoren, dass die europäischen Hausschafzuchten nicht von europäischen Mufflons abstammten, sondern, dass diese einen

gemeinsamen Vorfahren hatten oder aber, dass das Mufflon von sehr frühen Hausschafen abstammt. Weiterhin postulierten sie, dass sowohl die europäischen als auch die asiatischen Hausschafassen von zwei verschiedenen, bisher nicht spezifizierten, Wildschafen abstammten, konnten aber Argali und Urial ausschließen. Diese Vermutung konnte in weiteren Untersuchungen durch Hiendleder et al. (2002) bestätigt werden. Zwei maternale Ursprünge mit einer europäischen und einer asiatischen Linie wiesen Loftus et al. (1999) auch beim Rind nach, während Luikart et al. (2001) bei der Ziege drei verschiedene Linien nachweisen konnten. Larson et al. (2005) zeigten anhand von mtDNA-Studien beim Schwein sogar bis zu sechs verschiedene Domestikationszentren auf.

2.2 Bedrohungsstatus der Schafrassen Europas

Im Jahre 1999 lebten in Europa 185 Mio. Schafe. Diese verteilten sich auf 771 Rassen, was 48 % aller weltweit bekannten Rassen entspricht. Im Gegensatz dazu wurden aber in Europa nur 18 % der weltweiten Schafpopulation gehalten (FAOSTAT, 1999). Der Bedrohungsstatus der europäischen Schafrassen wird durch Abbildung 3 verdeutlicht, welche die Jahre 1995 und 1999 vergleicht. In einem Zeitraum von vier Jahren sind zwar 318 Rassen zusätzlich in die Statistik aufgenommen worden, der Prozentsatz an bedrohten Rassen ist aber dennoch von 7 auf 14 % und der an ausgestorbenen Rassen von 7 auf 18 % gestiegen ist. Gleichzeitig ist der Prozentsatz an nicht bedrohten Rassen von 59 auf 42 % gesunken.

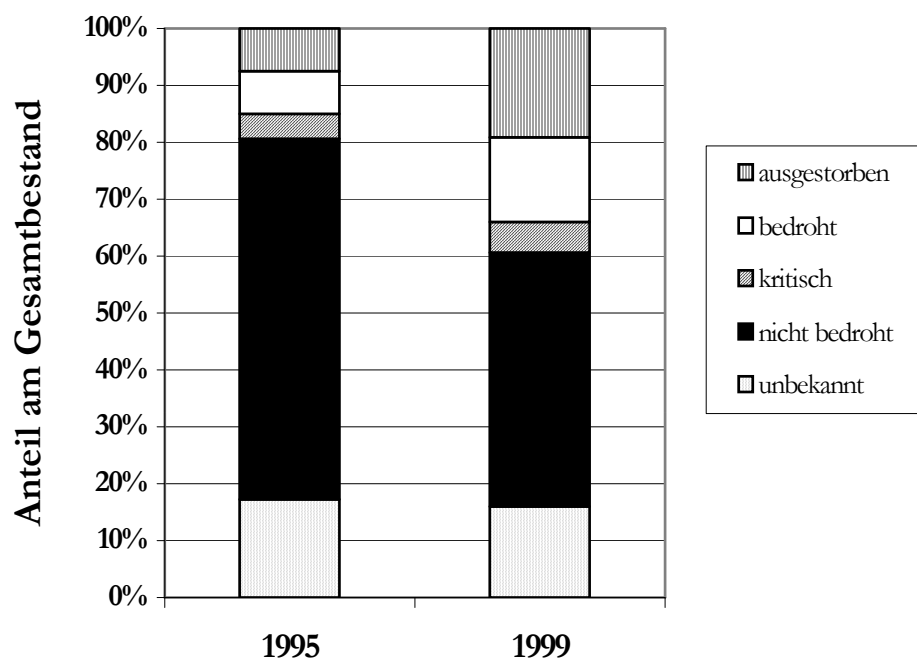


Abbildung 3: Bedrohungsstatus europäischer Schafrassen im Vergleich 1995 und 1999 (FAO, 2000a).

Die in Abbildung 3 verwendeten Kategorien sind wie folgt definiert (FAO, 2000a):

Eine Rasse gilt als *ausgestorben*, wenn weder männliche noch weibliche Zuchttiere oder Embryos bzw. weder Sperma noch Oozyten verblieben sind. Als *bedroht* wird eine Rasse dann eingestuft, wenn entweder die Zahl der weiblichen Zuchttiere zwischen 100 und 1000 Tieren beträgt oder aber die Anzahl der männlichen Zuchttiere zwischen fünf und 20 Tieren liegt. Des Weiteren gilt eine Rasse als bedroht, wenn die Population weniger als 100 Tiere aufweist, die Bestandszahlen gleichzeitig aber steigend sind und der Prozentsatz an reinrassigen weiblichen Zuchttieren über 80 % beträgt. Gleiches gilt, wenn die Population über 1000 Tiere umfasst, die Bestandszahlen aber sinken und der Prozentsatz weiblicher reinrassiger Zuchttiere unter 80 % liegt. Eine Rasse wird als *kritisch* eingestuft, wenn die Anzahl weiblicher Tiere unter 100 liegt oder die Anzahl männlicher Zuchttiere ≤ 5 beträgt. Eine weitere Möglichkeit ist, dass die gesamte Population über 100 Tiere umfasst, der Bestand sinkt und der Prozentsatz an weiblichen Reinzuchttieren unter 80 % liegt. Als *nicht bedroht* gelten alle Populationen, deren Anzahl weiblicher Zuchttiere über 1000 und männlicher Zuchttiere über 20 liegt. Nicht bedroht ist sie auch dann, wenn die Gesamtpopulation über 1000 Tiere umfasst bzw. der Anteil weiblicher Reinzuchttiere über 80 % beträgt und der Bestand wächst.

Informationen über den Bedrohungsstatus von Rassen sind mittlerweile über eine Reihe von Quellen verfügbar. Die weltweit meisten Rassen sind bei der FAO im „Domestic Animal Diversity–Information System“ (DAD-IS)(FAO, 2000b) und in der Datenbank der „European Association for Animal Production“ (EAAP) (Simon, 1994) registriert. Während die EAAP-Datenbank derzeit 46 europäische und außereuropäische Mitgliedsstaaten in den Tierarten Büffel, Rind, Ziege, Schaf, Pferd, Esel, Schwein und Hase kontrolliert, werden in der DAD-IS-Datenbank 6379 Rassen von 30 Säugetier- und Vogelarten aus weltweit 170 Ländern überwacht.

2.3 Ursachen für das Aussterben von Rassen

Eine der bedeutendsten Ursachen für das Aussterben von Nutztierassen liegt in dem weltweiten landwirtschaftlichen Trend, sich auf eine beschränkte Zahl von Hochleistungsrassen zu konzentrieren. Diese Entwicklung begann mit dem Bau der Eisenbahn Mitte des 19. Jahrhunderts, als somit auch für Landwirte in marktfernen Regionen die Möglichkeit bestand, Frischfleisch oder Milch rasch in Ballungszentren zu bringen, so dass auch in diesen Regionen die Zucht auf leistungsfähigere Tiere ausgedehnt werden konnte, um diese Märkte zu beliefern (Sambraus, 1994). Dies hatte zur Folge, dass Landrassen und Lokalschläge, die zwar stark an bestimmte geographische Umwelt- und Fütterungsbedingungen angepasst, aber weniger leistungsfähig waren, verdrängt wurden. Eine weitere Ursache bildeten und bilden auch immer wieder natürliche (Dürren, Fluten)

und vom Menschen geschaffene Katastrophen (Landbereinigung, Kriege, soziale Unruhen), die zu einem Verlust zahlenmäßig schwacher Rassen (FAO, 1998a) führen.

Obwohl sich der Verlust ganzer, vor allem einzigartiger, Rassen oder Schläge am schwerwiegendsten auswirkt, sind auch die Genverluste innerhalb der Rassen von großer Bedeutung (Bruford, 2004). Für die Erhaltung einer Rasse ist aber nicht nur die Gesamtzahl der zur Zucht herangezogenen Tiere von Bedeutung, sondern auch das Verhältnis der männlichen zu den weiblichen Tieren (siehe auch Gefährdungsstatus der Rassen; Kapitel 2.2). Dieses Verhältnis drückt sich in der effektiven Populationsgröße N_e aus. Die effektive Populationsgröße N_e ist ein Indikator für die prozentuale Inzuchtsteigerung pro Generation ΔF und den Verlust an Genen aufgrund von Drift der Genfrequenzen pro Generation. Sie lässt sich durch folgende Gleichung darstellen (Falconer, 1960):

$$N_e = \frac{4 \times m \times f}{m + f} \qquad \Delta F \text{ pro Generation} = \frac{1}{2 \times N_e}$$

m = Anzahl der männlichen Tiere; f = Anzahl weiblicher Tiere.

Da die Anzahl männlicher Tiere (m) üblicherweise kleiner ist als die der weiblichen (f), wird ΔF häufig von der Anzahl männlicher Tiere bestimmt (Eding und Laval, 1999).

2.4 Gründe für die Erhaltung von Rassen

Bevor die Gründe für die Erhaltung von Rassen ausgeführt werden, soll zunächst der Begriff „Rasse“ definiert werden. Hall und Bradley (1995) definierten eine Rasse als eine Gruppe von Tieren, die vom Menschen dazu ausgewählt wurde, ein einheitliches Aussehen zu haben, das sie von den anderen Tieren der gleichen Tierart unterscheidet. Alternativ kann als Rasse auch eine homogene Gruppe angesehen werden, die sich durch geographische Trennung von einer anderen, phänotypisch ähnlichen Rasse unterscheidet. Rassen haben sich im Zusammenhang mit geographischen, kulturellen und produktiven Anforderungen entwickelt, so dass der Rassebegriff auch kulturell interpretiert werden sollte (Ponzoni, 1997).

Obwohl bedeutende Gene theoretisch in Form eines riesigen Genpools ohne Bezug zum Rassebegriff erhalten werden könnten, wird diese Art der Erhaltung nicht favorisiert. Viele autochthone Rassen besitzen aufgrund ihrer Adaptation an eine bestimmte Umwelt besondere Allelkombinationen, die bei Erhaltung eines Genpools anstelle von Rassen schwierig zurück zu gewinnen wären. Aus diesem Grund konzentriert sich die Erhaltung von Diversität auf die Erhaltung von Rassen (Hall und Bradley, 1995). Des Weiteren war

der genetische Fortschritt in der Tierzucht im Hinblick auf leistungsfähigere Tiere in der Vergangenheit nur deshalb möglich, da auf verschiedene Rassen mit unterschiedlichen Genen und Genkombinationen zurückgegriffen werden konnte. Potenziert wurde dieser Fortschritt des Weiteren vor allem in der Rinderzucht durch den weltweiten Austausch von Sperma bzw. Eizellen.

Die Gründe für die Erhaltung von Schafrassen sind sowohl ökonomischer, als auch wissenschaftlicher und kulturell-historischer Art. Ein Hauptgrund für die Erhaltung von Diversität ist, den Anforderungen zukünftiger Marktansprüche gerecht werden zu können (Hall und Bradley, 1995; Notter, 1999). So ist zum Beispiel aufgrund regionaler Unterschiede in den Marktbedürfnissen die Nachfrage nach spezialisierten tierischen Produkten gestiegen, was zu einer Diversifikation der Tierproduktionssysteme und der tierischen Produkte geführt hat (Oldenbroek, 1999). Des Weiteren können verschiedene Rassen Eigenschaften besitzen, die in Zukunft zur Verbesserung der Quantität bzw. Qualität von Produkten tierischer Herkunft beitragen können. Dies ist vor allem deshalb von Bedeutung, da sich in der Vergangenheit gezeigt hat, dass sich die Verbrauchieranforderungen sehr schnell ändern können (Ponzoni, 1997).

Notter (1999) zeigte, dass gerade für Tierarten wie Schaf und Ziege aufgrund der Tatsache, dass sie eine breite Palette an Produkten liefern (Fleisch, Milch und Wolle) und eine hohe Anpassung an die Umwelt zeigen, eine hohe Diversität mit unterschiedlichen genetischen Typen erforderlich ist. Parasitäre Erkrankungen und Arzneimittelresistenzen haben bereits, und werden auch in Zukunft Zustände herbeirufen, bei denen Krankheitsresistenzen erforderlich sein werden. Als Beispiel seien hier die Toleranz gegen Trypanosomen beim Rind (Chandler, 1952, 1958) und die Zucht auf eine geringere Scrapieempfindlichkeit beim Schaf (Hunter et al., 1997) genannt. Die Erhaltung genetischer Variation stellt somit eine Art Versicherung gegen Veränderungen in den Produktionsbedingungen und die Bedrohung durch Krankheiten dar (Oldenbroek, 1999).

In vielen Ländern spielen lokale Rassen, die nur von einer kleinen Anzahl an Landwirten gehalten werden, aus kulturhistorischen Gründen eine besondere Rolle. Sie werden zum Beispiel für die biologische Landwirtschaft, die Landschaftspflege in Randgebieten oder für die Herstellung lokaler Produkte für Marktnischen gehalten. Gleichzeitig bedroht das Fehlen von Erhaltungsprogrammen die Existenz dieser Rassen. Da sie aber für einen kleinen Teil der Landwirte eine Einkommenssicherung darstellen, ist eine Erstellung von Erhaltungsprogrammen auch hier gerechtfertigt (Oldenbroek, 1999).

Einen weiteren Grund für die Erhaltung von Diversität stellt die weltweite Suche nach Genen, welche die tierische Produktion, die Qualität von Produkten, die Gesundheit, die Leistungsfähigkeit und die Fortpflanzung beeinflussen, dar. In diesem Zusammenhang

spielen Rassen mit extremen Eigenschaften eine wichtige Rolle. Sie weisen meist eine hohe Heterozygotie und Kopplungsungleichgewichte auf, welche nötig sind, um Assoziationen zwischen hoch polymorphen Markern und QTLs zu entdecken (Oldenbroek, 1999).

Des Weiteren sei erwähnt, dass der Erhalt der genetischen Vielfalt seit der Neufassung vom 22. Januar 1998 in das deutsche Tierzuchtgesetz vom 22. Dezember 1989 in § 1 Absatz 2 aufgenommen wurde und somit auch gesetzlich verankert und vorgeschrieben ist (BGBl. I 1997, S. 3224).

Viele Rassen sind das Ergebnis langer Domestikationsprozesse und einer langen Anpassungsphase an lokale Umstände. Sie spiegeln eine lange Geschichte der Symbiose zwischen Menschheit und Nutztieren wider und können helfen, Anpassungsprozesse aufzuklären (Oldenbroek, 1999). Gandini und Villa (2003) bezeichneten lokale Rassen sogar als ein kulturelles Erbe. Darüber hinaus spielen sie eine bedeutende Rolle in der Evolution spezifischer kultureller Landschaften. Innerhalb der Gesellschaft wächst das Bewusstsein für den ökologischen Wert der Regionen als ein Ergebnis des Zusammenspiels von Landschaft und Landwirtschaft. Innerhalb dieses Komplexes ist die Anwesenheit von ursprünglichen lokalen Rassen von großer ökologischer Bedeutung.

2.5 Mikrosatelliten als Markersystem zur Darstellung genetischer Diversität

Mikrosatelliten, auch „short tandem repeats“ (STRs) (Edwards et al., 1991) oder „simple sequences“ (Tautz, 1989) genannt, sind kurze DNA-Sequenzen des eukaryotischen Genoms, deren Wiederholungsmotiv bis zu sechs Basen lang ist (Tautz und Schlötterer, 1994). Man unterscheidet je nach Anzahl der sich wiederholenden Basen Mono-, Di-, Tri- und Tetranukleotidwiederholungen und perfekte bzw. imperfekte oder zusammengesetzte Mikrosatelliten. Die Anzahl der Basenwiederholungen schwankt zwischen zehn und 30 Wiederholungseinheiten. Mikrosatelliten wurden bisher im Genom aller Organismen gefunden und hier vorzugsweise in nicht-kodierenden Regionen des Genoms, konnten jedoch zu einem geringen Teil auch in kodierenden und Promotor-Regionen nachgewiesen werden (Hancock, 1999). Die genomische Verteilung erstreckt sich über alle Autosomen. Es werden aber auch Mikrosatelliten auf dem X-Chromosom vermutet (Hancock, 1999). Mikrosatelliten weisen einen hohen Grad an Polymorphie auf (Litt und Luty, 1989) und werden kodominant vererbt. Sie sind, abgesehen von enger Kopplung an einen ausgewählten Genort („genetic hitchhiking“) (Barton, 2000; Maynard Smith und Haigh, 1974; Slatkin, 1995b), als selektionsneutral anzusehen (Tachida und Izuka, 1992). In den vergangenen Jahren konnten aber immer wieder Kopplungen vermeintlich neutraler Mikrosatelliten an Kandidatengene nachgewiesen werden (Buitkamp et al., 1996; Lien et al., 1999; Nowak und Charon, 2001; Weimann et al., 2001), so dass davon

auszugehen ist, dass sich in Zukunft auch andere Mikrosatellitenmarker als gekoppelt herausstellen werden.

2.5.1 Mutationsraten und -mechanismen

Mutationsraten von Mikrosatelliten sind im Vergleich zu Punktmutationsraten (10^{-9} bis 10^{-10}) sehr hoch. Schätzungen der Mutationsraten von Mikrosatelliten *in vivo* belaufen sich bei *E. coli* auf 10^{-2} Ereignisse pro Genort und Generation und auf 10^{-4} bis 10^{-5} bei Hefen. Schätzungen von Pedigreeanalysen beim Menschen lassen eine Rate von 10^{-3} Ereignissen pro Genort und Generation erwarten, während bei der Maus Raten von 10^{-3} bis 10^{-4} und bei *Drosophila* von 6×10^{-6} festgestellt wurden (Hancock, 1999).

Zwei Mutationsmodelle können eine solch hohe Mutationsrate erklären. Das erste Modell geht von der Fehlpaarung eines verrutschten Stranges während der Replikation aus („Slippage“) (Levinson und Gutman, 1987). Das zweite Modell bezieht Rekombination zwischen DNA-Molekülen ein (Smith, 1976).

„DNA-Slippage“ (Levinson und Gutman, 1987) findet dann statt, wenn sich der wachsende DNA-Strang während der Replikation vom Templatestrang trennt. Bei der Replikation nicht-repetitiver Sequenzen stellt dies kein Problem dar, da es nur eine Möglichkeit gibt, wie sich der wachsende Strang wieder an den Templatestrang anlagern kann, bevor die Replikation wieder beginnt. Bei repetitiven Sequenzen aber kann sich der Strang auch außerhalb des Rasters wieder anlagern. Wenn nun die DNA-Synthese an diesem falsch angelagerten Strang fortgeführt wird, verändert sich die Anzahl der Wiederholungen des Mikrosatelliten. Schlötterer und Tautz (1992) konnten nachweisen, dass diese „DNA-Slippage“ zu einer sehr hohen Rate vorkommt. Dieser Slippagerate wirkt aber das „Mismatch-Reparatur-System“ entgegen, das die Mutationsrate um das 100- bis 1000fache reduziert (Strand et al., 1993).

Rekombination, wie Smith (1976) sie vermutete, verlängert Mikrosatelliten entweder durch ungleiches Crossing-over oder durch Genkonversion. Ungleiches Crossing-over bezeichnet ein Crossing-over zwischen fehl angelagerten Chromosomensträngen. Es kann zum einen zwischen Chromatiden des gleichen Chromosoms (Schwester-Chromatiden) oder zum anderen zwischen homologen bzw. unterschiedlichen Chromosomen stattfinden. Dies führt zur Deletion im einen und zur Insertion im anderen Chromatid bzw. Chromosom (Abbildung 4). Genkonversion, welche den unidirektionalen Transfer von Informationen durch Rekombination als eine mögliche Antwort auf einen DNA-Schaden beinhaltet, kann Sequenzen von einem Allel auf ein anderes übertragen. Jeffreys et al. (1994) zeigten, dass dieses Mutationsmodell aber eher auf Minisatelliten als auf Mikrosatelliten zutrifft. Die *in vivo*-Mutationsrate ist also ein Ergebnis zweier Prozesse, der

primären Slippagerate und der Effizienz des „Mismatch-Reparatur-Systems“ (Schlötterer, 2000).

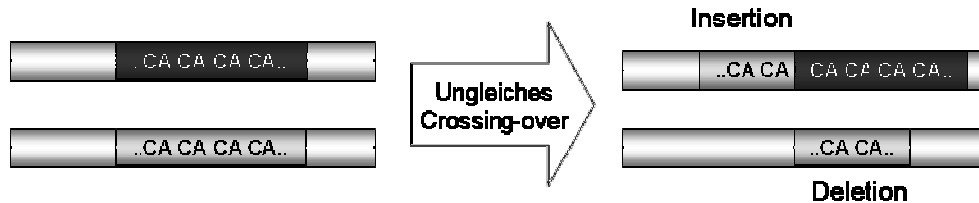


Abbildung 4: Ungleiches Crossing-over zweier Schwesterchromatiden.

Im Bereich eines (CA)_n-Mikrosatelliten führt dies zur Deletion in einen und Insertion in den anderen Chromatid.

2.5.2 Mutationsmodelle

Die zugrunde liegenden Mutationsmodelle von Mikrosatelliten sind vor allem deshalb von Bedeutung, da die Schätzung zahlreicher Populationsparameter (z. B. genetische Distanzen) abhängig von dem zugrunde liegenden Modell ist. Dies gilt besonders für Mikrosatelliten, da mit steigender Mutationsrate die Sensitivität für das Mutationsmodell steigt (Estoup und Cornuet, 1999).

Es wurden bisher vier Mutationsmodelle beschrieben, von denen das „infinite alleles model“ (IAM) (Kimura und Crow, 1964) und das „stepwise mutation model“ (SMM) (Kimura und Ohta, 1978) als die wichtigsten angesehen werden. Unter Annahme des IAM führt jede Mutation unabhängig von der Größe des Ausgangsallels zur Entstehung eines neuen Allels. Beim SMM wird angenommen, dass jede Mutation in Form einer Addition oder Deletion einer Wiederholungseinheit ein neues Allel erzeugt. Daraus lässt sich ableiten, dass Allele mit sehr unterschiedlicher Größe in entfernterer Beziehung zueinander stehen als Allele mit ähnlicher Größe (Balloux und Lugon-Moulin, 2002). Di Rienzo et al. (1994) führten das so genannte Zwei-Phasen-Modell (TPM) ein, welches eine Erweiterung des SSM darstellt und eine Addition und Deletion von mehreren Wiederholungseinheiten beschreibt. Darüber hinaus wird in der Literatur noch das K-Allel Modell (KAM) erwähnt (Balloux und Lugon-Moulin, 2002).

Valdès et al. (1993) konnten durch Untersuchung von 108 Mikrosatelliten auf menschlichen Chromosomen nachweisen, dass ein Großteil der Marker dem SMM-Modell folgt, betonten aber, dass daraus nicht geschlossen werden kann, dass dies für alle Mikrosatelliten gilt.

2.5.3 Anwendungsgebiete von Mikrosatelliten

In den letzten Jahrzehnten haben sich Mikrosatelliten zu den populärsten genetischen Markern entwickelt, sei es zur Erstellung genetischer Karten (Maddox et al., 2001), zur

Identifizierung von Individuen (Arranz et al., 2001b), für forensische Untersuchungen oder zur Abstammungskontrolle (Glowatzki-Mullis et al., 1995; Heyen et al., 1997; Schlötterer, 2000). Des Weiteren konnten für einige abnorm lange Trinukleotidwiederholungen Assoziationen mit Krankheitsgenen, welche beim Menschen für das Krankheitsbild der Myotonischen Dystrophie, der Chorea Huntington oder des Fragile-X-Syndroms (Rubinsztein et al., 1995) verantwortlich sind, nachgewiesen werden.

In letzter Zeit wurden Mikrosatelliten aber auch mehr und mehr zur Klärung von Fragen der Populations- und Evolutionsgenetik verwendet, so dass sie hier derzeit zu den am häufigsten verwendeten Markern zählen (Baumung et al., 2004; Schlötterer, 2004). Im Vergleich zu anderen genetischen Markern haben sie neben ihren polymorphen Eigenschaften den Vorteil, dass sie leicht zu isolieren sind. Darüber hinaus können eine Vielzahl von Genorten durch Multiplex-PCR und Multiloading effektiv untersucht und ihre Genotypisierung automatisiert werden, wodurch ein hoher Probendurchsatz erreicht wird.

2.5.4 Nachteile von Mikrosatelliten

Nachteile der Mikrosatelliten liegen vor allem in ihren Typisierungseigenschaften. Hierzu zählt neben dem Vorkommen von Nullallelen auch das Auftreten von so genannten Stotterbanden und Plus-A-Veränderungen (Schlötterer, 2004). Sowohl Stotterbanden als auch Plus-A-Veränderungen entstehen durch Katalyse eines unspezifischen Adenin-Nukleotids durch die *Taq*-Polymerase am 3'-Ende des Amplifikationsprodukts und können so zu Fehltypisierungen führen, wenn diese Addition teilweise erfolgt und teilweise unterbleibt. Um diese Problematik zu umgehen, wurde eine Reihe von Methoden etabliert. Hierzu zählt zum einen das so genannte „PIGtailing“ (Brownstein et al., 1996). Der „PIGtail“ besteht aus den Basen „GTTTCTT“, die an das 5'Ende des Rückwärtsprimers angehängt werden und die Katalyse der zusätzlichen Base verhindern (Abbildung 5). Weitere Möglichkeiten zur Vermeidung von Typisierungsfehlern durch Plus-A-Phänomene wurden von Ginot et al. (1996) und Smith et al. (1995) beschrieben.

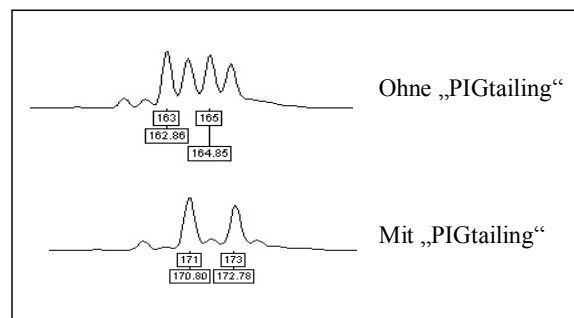


Abbildung 5: Elektrophoresemuster des Mikrosatelliten *BM1329* mit und ohne „PIGtailing“ (Brownstein et al., 1996).

Ein weiterer Nachteil von Mikrosatelliten liegt darin, dass das zugrunde liegende Mutationsmodell bisher noch nicht ausreichend nachgewiesen werden konnte (Beaumont und Bruford, 1999). Ein weiteres Problem stellt das Auftreten von Größenhomoplasie (Goldstein und Pollock, 1997) dar. Des Weiteren ist für die Verknüpfung verschiedener Mikrosatellitenstudien der Einsatz von Standardmarkersets und Standardproben nötig. Aus diesem Grunde empfiehlt die Food and Agriculture Organization der Vereinten Nationen (FAO) für Studien zur Untersuchung der genetischen Diversität eng verwandter Populationen die Verwendung von 25 bis 30 Mikrosatellitenmarkern (FAO, 1998a). Diese Marker sollen folgende Eigenschaften besitzen:

- Zugang über eine öffentliche Domäne (Internet)
- Kartierung und ungekoppelte Vererbung
- Mendelsche Vererbung
- Aufweisen von mindestens fünf Allelen und einem PIC-Wert (Polymorphism Information Content) von $> 0,6$
- speziesübergreifende Anwendungsmöglichkeit
- einfache und zuverlässige Typisierung.

Um eine Verknüpfung von Diversitätsprojekten beim Schaf zu erreichen, wurde von der FAO (1998a) anhand dieser Kriterien ein Satz von 27 Mikrosatelliten empfohlen.

2.5.4.1 Nullallele

Das Auftreten von Nullallelen stellt ein potenzielles Problem sowohl für Populationsstudien (Ball und Chapman, 2003; Holm et al., 2001) als auch für Abstammungsüberprüfungen dar (Pemberton et al., 1995). Nullallele werden in den meisten Fällen durch Mutationen in einer der Primer-bindenden Regionen verursacht. Die Mutation verhindert die Bindung des Primers und folglich die Amplifikation des entsprechenden Allels (Nullallel). Callen et al. (1993) zeigten, dass beim Menschen 30 % der Mikrosatelliten Nullallele besitzen und wiesen eine 8-bp-Deletion in Verbindung mit einer kurzen Tetranukleotidwiederholung in einer der Primerbindungsstellen nach. Ede und Crawford (1995) zeigten eine 12-bp-Deletion, Jones et al. (1998) eine 4-bp-Deletion und Lehmann et al. (1996) eine Punktmutation als Ursache für Nullallele auf.

Die Frequenz an variablen Nukleotiden in der nichtkodierenden Region beträgt in einigen Teilen der menschlichen Chromosomen 1 %. Dies bedeutet, dass etwa 8 % aller Primerpaare variable Nukleotide in den letzten vier Basen der zwei Primer besitzen und somit ein Nullallel aufweisen können (Nickerson et al., 1998).

Häufig ist nur ein bestimmtes Allel vom Auftreten eines Nullallels betroffen. Ursachen hierfür sehen Weber (1990) bzw. Holm et al. (2001) darin, dass die Mutationsrate von

Mikrosatelliten direkt mit der Anzahl an ununterbrochenen Wiederholungen zusammenhängt. Holm et al. (2001) postulierten des Weiteren, dass eine Mutation eine bestimmte Zeit benötigt, um zu akkumulieren und andere Allele zu betreffen.

Da Mikrosatelliten kodominant vererbt werden und somit eine Unterscheidung zwischen homo- und heterozygoten Genotypen möglich ist, kann die genetische Struktur einer Population über Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht beurteilt werden (Heterozygotenüberschuss oder -defizit). Bei ausreichend großem Untersuchungsmaterial sind genortspezifische Heterozygotendefizite nachweisbar, die durch genomweite Effekte wie Inzucht oder einen Wahlundeffekt nicht verursacht werden können. Daher besteht die Möglichkeit, Nullallele über diese statistische Methode zu detektieren (Ball und Chapman, 2003; Hammond et al., 2002). Heterozygotendefizite kommen dadurch zustande, dass heterozygote Genotypen, die das Nullallel aufweisen, aufgrund der Nichtamplifikation eines Allels homozygot erscheinen. Allerdings ist bei einem Heterozygotendefizit auch immer an technische Ursachen (Artefakte) zu denken. Dazu gehört die so genannte „Dominanz kurzer Allele“ (Wattier et al., 1998) mit dem ausschließlichen Erfassen der kurzen Allele, während längere Allele nicht detektiert werden (Ball und Chapman, 2003).

Es können aber auch labortechnische Vorkommnisse auf das Vorhandensein von Nullallelen hinweisen. Treten zum Beispiel eine Reihe von nicht amplifizierbaren Proben auf, in denen es ansonsten problemlos möglich war, andere Genorte zu amplifizieren (Ball und Chapman, 2003; Primmer et al., 1995) oder fällt in einer Multiplex-PCR ein Marker gehäuft aus, während alle anderen Marker amplifiziert werden, dann weist dies auf Nullallele hin. Ist darüber hinaus Familienmaterial verfügbar, so kann über einen Eltern-Nachkommen-Vergleich festgestellt werden, ob Allele fehlen.

Zum indirekten Nachweis von Nullallelen ist eine Reihe labortechnischer Methoden verfügbar. Pemberton et al. (1995) konnten die Amplifikation des Nullallels durch Absenkung der Annealingtemperatur und einer damit verbundenen Verringerung der Primerbindungsspezifität erreichen. Koorey et al. (1993) vermuteten, dass die Sequenz in der Nähe des Mikrosatelliten aufgrund von Slippage Mutationen akkumuliert und empfohlen daher zur Vermeidung von Nullallelen, den Primer möglichst weit vom Mikrosatelliten entfernt zu wählen.

Eine direkte Möglichkeit, Nullallele nachzuweisen stellt der Neuentwurf desjenigen Primers dar, in dessen Bindungsstelle die Mutation vermutet wird, wodurch die Mutation umgangen und sequenziert werden kann (Pemberton et al., 1995). Holm et al. (2001) bedienten sich hierbei eines in 5'-Richtung entfernten Primers, um den mutierten Bereich sequenzieren und die Ursache für das Nullallel detektieren zu können. Den gleichen Ansatz verfolgten Jones et al. (1998) und wiesen hiermit die Mutation in der

Primerbindungsstelle direkt nach.

Mittlerweile steht zusätzlich eine Reihe von statistischen bzw. populationsgenetischen Ansätzen zur Verfügung, um Nullallele zu detektieren bzw. Nullallelfrequenzen zu ermitteln (Brookfield, 1996; Chakraborty et al., 1992). Diese Methoden werden dann dazu genutzt, korrigierte Allelfrequenzen zu schätzen.

2.6 Stand der Kartierung des Schafgenoms

In den letzten zehn bis fünfzehn Jahren konnten beim Schaf wie auch beim Rind große Fortschritte in der Kartierung des Genoms erzielt werden. Im Jahre 1990 umfasste die genetische Karte des Schafgenoms 41 Genorte, vier Jahre später publizierten Echard et al. (1994) bereits eine Karte, die 107 Genorte umfasste. Crawford et al. (1995) veröffentlichten ein Jahr danach eine genetische Karte, die 2070 cM und somit 75 % des gesamten ovinen Genoms einschloss, wobei hier neben 86 Mikrosatellitenmarkern des Schafgenoms auch 126 bovine Mikrosatelliten und sogar ein Marker vom Hirsch verwendet wurden. Darüber hinaus beinhaltete diese Karte 33 Marker, die mit bekannten Genen assoziiert waren. Durch den Gebrauch von Rindermarkern konnten nützliche Vergleiche zwischen den Karten von Rind und Schaf angestellt werden, wodurch eine hochgradige Konservierung der Anordnung und der genetischen Abstände zwischen den beiden Tierarten festgestellt wurde. Drei Jahre später veröffentlichten de Gortari et al. (1998) eine genetische Karte, die annähernd 1000 cM zusätzlich abdeckte (3063 cM) und auf Untersuchungen mit 519 Markern, davon 503 Mikrosatelliten (402 bovine und 101 ovine) und 16 bekannte Gene zurückzuführen war. Ca. 50 % der bovinen Marker erwiesen sich als informativ beim Schaf, wobei 80 % der Marker in dieser Karte vom Rind stammten. Maddox et al. (2001) erstellten drei Jahre später eine Karte, die wiederum zweimal so viele Genorte wie die vorhergehende von de Gortari et al. (1998) enthält. Die Karte umfasst ca. 3600 cM und umschließt etwa 98 % des Schafgenoms. Es wurden 1093 Marker untersucht, davon 1062 Genorte (941 anonyme Genorte und 121 Gene). Aus dem Jahre 2003 stammt die derzeit aktuellste Karte (Maddox et al., 2003), welche 1221 Genorte, davon 198 Gene und 38 ursprünglich anonyme „expressed sequence tags“ (ESTs) enthält (<http://rubens.its.unimelb.edu.au/~jillm/jill.htm>). Eine Übersicht über die bisher verfügbaren Genkarten des Schafes liefern Cockett et al. (2003). Informationen zu den genetischen Karten des ovinen Genoms sind im Internet neben der oben genannten Seite unter den Adressen <http://ri.bbsrc.ac.uk> und <http://www.marc.usda.gov> abrufbar.

2.7 Untersuchungen zur genetischen Diversität beim Schaf

In den letzten 10 Jahren wurde eine Reihe von Untersuchungen zur Diversität europäischer und außereuropäischer Schafrassen auf der Basis von Mikrosatelliten

durchgeführt. Deren erfasste Parameter sind in den Tabellen 1 und 2 zusammengefasst.

Besonders häufig wurde die Diversität spanischer Schafrassen untersucht (Tabelle 1). So verwendeten Álvarez et al. (2004) 14 Mikrosatellitenmarker, um mit Hilfe der Bayesian Model-based Clustering Analyse historische Beziehungen zwischen den nordspanischen Schafrassen Latxa, Rubio del Molar, Churra, Castellana und Xalda aufzuzeigen. Sie konnten nachweisen, dass die Rassen Schwarzköpfiges Latxa und Churra, trotz phänotypischer Ähnlichkeit, von zwei verschiedenen Ursprungspopulationen abstammen. Arranz et al. (1998; 2001a) führten eine Analyse der Diversität von fünf spanischen Schafrassen (Churra, Latxa, Castellana, Rasa-Aragonesa, Merino) und der Rasse Awassi durch und überprüften anhand ihrer Ergebnisse die Identifizierungsgenauigkeit der Rassen durch ihren Genotyp. Darüber hinaus untersuchten sie die Diversität zwischen und innerhalb der Rassen anhand des Anteils an gemeinsamen Allelen. Rendo et al. (2004) analysierten die Variabilität sechs autochthoner nordspanischer Schafrassen (Laxa, Carranzana, Sasi Ardi, Navarra, Rasa-Aragonesa, Castellana,) auf der Basis von elf Mikrosatelliten und konnten so die Entstehungsgeschichte dieser Rassen rekonstruieren.

Tabelle 1: Auf der Basis von Mikrosatelliten durchgeführte Diversitätsstudien in spanischen Schafrassen.

Die dabei erfassten Parameter sind: n = Anzahl untersuchter Mikrosatelliten (von der FAO (1998a) empfohlene Marker), mittlere Anzahl Allele je Rasse (MNA), beobachtete (H_O) und erwartete Heterozygotie (H_E) und F_{IS} - und F_{IT} -Werte.

Rassen	n	MNA	H_O	H_E	F_{IS} (%)	F_{IT} (%)	Autor
• Latxa	14				-	-	Álvarez et al. (2004)
• Weißköpfiges	(0)		0,66	0,69			
• Schwarzköpfiges			0,59	0,65			
• Rubio del Molar			0,60	0,62			
• Churra			0,66	0,70			
• Castellana			0,71	0,71			
• Xalda			0,57	0,66			
• Churra	19	8,5	0,73	0,78	-	-	Arranz et al. (1998)
• Latxa	(1)	7,5	0,71	0,77			
• Manchega		8,8	0,75	0,78			
• Rasa-Aragonesa		8,1	0,72	0,77			
• Spanische Merino		9,9	0,77	0,81			
• (Awassi)		5,8	0,75	0,66			
• Churra	18	8,3		0,77	-	-	Arranz (2001a)
• Latxa	(0)	7,2		0,76			
• Castellana		7,9		0,76			
• Rasa-Aragonesa		7,9		0,76			
• Spanisches Merino		7,8		0,80			
• (Awassi)		8,5		0,77			
• Latxa	11	11,5	0,73	0,77	-	-	Rendo (2004)
• Carrazana	(0)	8,0	0,70	0,73			
• Sasi Ardi		9,5	0,73	0,78			
• Navarra		10,8	0,77	0,79			
• Rasa-Aragonesa		11,4	0,74	0,78			
• Castellana		8,3	0,78	0,79			

Weitere Untersuchungen umfassten indische, kanadische, italienische, Schweizer, finnische und baltische Rassen sowie verschiedene Wildschafpopulationen und internationale Merinorassen (Tabelle 2).

So zeigten Arora und Bhatia (2004) mit Hilfe von 25 von der FAO empfohlenen Mikrosatellitenmarkern, dass diese sehr gut geeignet sind, die Diversität von indischen Schafrassen zu untersuchen. Des Weiteren konnten sie durch ihre Untersuchung die Notwendigkeit der Erstellung eines Erhaltungsprogramms aufzeigen. Diez-Tascón et al. (2000) analysierten die genetischen Beziehungen zwischen sechs Merinorassen (Französisches Merinofleischschaf (Précoce), Deutsches Merinofleischschaf, Neuseeländisches Merino, Spanisches Merino und weißes bzw. schwarzes Portugiesisches Merino) mit 20 Mikrosatelliten und rekonstruierten Dendrogramme auf Basis der Allelfrequenzen. Hierbei konnten sie herausstellen, dass sich die Rassen aufgrund der Selektionskriterien Fleisch bzw. Wolle zusammenfassen lassen. Farid et al. (2000) analysierten die genetische Diversität neun verschiedener nordeuropäischer und britischer Schafrassen (North Country Cheviot, Isländisches Schaf, Romanov, Suffolk, Texel, Cheviot, Dorset, Finnschaf, Scottish Blackface), welche allerdings von Farmen in Kanada stammten. Zusätzlich schlossen sie die Rasse Red Masai ein und wiesen eine enge Verwandtschaft dieser Rasse mit dem Romanov nach, welche sie auf identische Vorfahren im Zuge der Domestikation zurückführten. Sie konnten des Weiteren nachweisen, dass intensive Selektion einen geringeren Einfluss auf die Diversität einer Rasse besitzt als die Anzahl an Gründertieren einer Population. Darüber hinaus konnten sie die Individuen einer Rasse basierend auf den von ihnen geschätzten Allelfrequenzen in 90 % aller Simulationen der korrekten Ursprungsrasse zuordnen und eine klare Trennung zwischen den Rassen Finnschaf, Romanov und Isländisches Schaf und den britischen Rassen mit Hilfe von Neis genetischer Distanz (Nei, 1972) feststellen. Forbes et al. (1995) verglichen die Genotypen von acht Mikrosatellitengenen zwischen Hausschafen (*Ovis aries*) und Rocky Mountain Dickhornschafen (*Ovis canadensis*) und wiesen höhere genetische Diversität, höhere Allelvariation und größere Allellängen bei den Hausschafen nach. Hedrick et al. (2001) analysierten eine Population von Dickhornschafen auf Tiburon Island in Mexiko an zehn Mikrosatellitengenen und einem MHC-Genort und konnten eine signifikant geringere genetische Variation im Vergleich zur Subspezies in Arizona feststellen, was sie durch einen Gründereffekt erklärten. Auf Basis ihrer Untersuchungen wurden Auffrischungsstrategien mit unverwandten Tieren aus Arizona empfohlen, um die genetische Variabilität zu erhöhen. Pariset et al. (2003) nutzten elf polymorphe Mikrosatellitenmarker, um die Verteilung der genetischen Variabilität in 17 Sarda-Schafherden im Zentrum Italiens zu untersuchen und somit Zuchtstrategien zur

Steigerung der Diversität innerhalb und zwischen den Herden zu erstellen. Stahlberger-Saitbekova et al. (2001) untersuchten die genetische Diversität von sieben Schweizer Schafrassen und dem europäischen Mufflon. Sie nutzten als erste nicht nur ovine, sondern auch bovine und caprine Mikrosatellitenmarker und konnten nachweisen, dass diese ebenso gute Ergebnisse lieferten wie ovine Marker. Darüber hinaus identifizierten sie im Mufflon ein privates Allel in Marker *OarFCB193*. Tapio et al. (2003) untersuchten sechs Rassen Nordeuropas (weißes, graues, schwarzes und braunes Finnschaf, Romanov, Oxford Down, Ålandschaf, Vepsiaschaf und Vienaschaf) auf Basis von 15 Mikrosatelliten und sieben Proteinen. Sie konnten nachweisen, dass mindestens 30 polymorphe Genorte nötig sind, um einen Unterschied in der Diversität zwischen den Populationen aufzuspüren, wenn die beobachtete mittlere Diversität einen Unterschied von 0,2 zeigt. Tapio et al. (2005) untersuchten darüber hinaus Populationsstrukturen in baltischen Schafrassen und konnten mit Hilfe der Bayesian Model-based Clustering Analyse (Pritchard et al., 2000) aufzeigen, dass in einigen Rassen Kreuzungen ein größeres Problem darstellen als Inzucht.

Tabelle 2: Auf der Basis von Mikrosatelliten durchgeführte Diversitätsstudien weiterer europäischer und nicht europäischer Schafrassen.

Die dabei erfassten Parameter sind: n = Anzahl untersuchter Mikrosatelliten (von der FAO (1998a) empfohlene Marker), mittlere Anzahl Allele je Rasse (MNA), beobachtete (H_O) und erwartete Heterozygotie (H_E) und F_{IS} - bzw. F_{IT} -Werte.

Rassen	n	MNA	H_O	H_E	F_{IS} (%)	F_{IT} (%)	Autor
● Muzzafarnagri Schaf (Indien)	25 (25)	5,0	0,65	0,70	5,8	-	Arora und Bathia (2004)
Merinorassen:	20				-		Diez-Tascón et al.
● Précocce	(6)		0,68	0,69		4,1	(2000)
● Merinofleischschaf			0,71	0,72		3,3	
● Neuseeländisches Merino			0,74	0,76		6,5	
● Spanisches Merino			0,76	0,77		3,5	
● Portug. Merino:							
● schwarz			0,70	0,77		9,6	
● weiß			0,76	0,77		2,3	

Fortsetzung Tabelle 2:

Rassen	n	MNA	H _O	H _E	F _{IS} (%)	F _{IT} (%)	Autor
Kanadische Rassen:	10				-	21,3	Farid et al. (2000)
• North Country Cheviot	(2)	5,6	0,64	0,66			
• Isländisches Schaf		5,7	0,61	0,63			
• Romanov		4,3	0,53	0,53			
• Suffolk		5,9	0,53	0,63			
• Texel		5,4	0,59	0,65			
• Cheviot		5,5	0,67	0,67			
• Dorset		5,8	0,56	0,53			
• Finnschaf		6,0	0,59	0,62			
• Scottish Blackface		5,8	0,60	0,66			
• (Red Masai)		5,0	0,50	0,57			
• Awassi	8	6,0	0,66	0,64	-	-	Forbes et al. (1995)
• Neuseel. Merino	(1)	6,8	0,67	0,69			
• Romney		5,6	0,66	0,68			
• Rocky Mountain Dickhornschaf		6,1	0,57	0,68			
• Dickhornschaf auf Tiburon Island (Mexiko)	10 (0)	2,5 bis 3,9		0,36 bis 0,60	-	-	Hedrick et al. (2001)
• Sarda Schaf	11	7,3	0,60	0,75	19,0	-	Pariset et al. (2003)
Schweizer Rassen:	31				-	-	Stahlberger-Saitbekova et al. (2001)
• Weißes Alpenschaf	(0)			0,71			
• Oxford Down				0,67			
• Schwarzbraunes Bergschaf				0,66			
• Walliser Schwarznasenschaf				0,67			
• Engadiner Schaf				0,70			
• Walliser Landschaft				0,60			
• Spiegelschaf				0,67			
• Europ. Mufflon				0,45			

Fortsetzung Tabelle 2:

Rassen	n	MNA	H _O	H _E	F _{IS} (%)	F _{IT} (%)	Autor
Finnische Rassen:	15				-	-	Tapio et al. (2003)
• Finnschaf:	(15)						
• weiß		5,7		0,72			
• schwarz		5,8		0,73			
• braun		5,0		0,70			
• grau		4,5		0,67			
• Ålandschaf		4,8		0,70			
• Vienaschaf		5,5		0,70			
• Vepsiaschaf		5,9		0,74			
• Romanov							
• aus Ägypten		5,3		0,69			
• aus Litauen		5,2		0,69			
• Oxford Down		4,1		0,64			
Baltische Rassen:	21				-	-	Tapio et al. (2005)
• Litauisches rauwoll. Schaf	(8)			0,74			
• Ruhnu (Estland)				0,53			
• Saaremaa (Estland)				0,76			
• Litauisches Schwarzkopfschaf				0,70			
• Lettisches Schwarzkopfschaf				0,70			
• Estnisches Weißkopfschaf				0,77			
• Estnisches Schwarzkopfschaf				0,72			

2.8 Einflussfaktoren auf die genetische Variation

Die genetische Variation innerhalb einer Tierart besteht aus drei Komponenten:

1. Der genetischen Diversität, welche die Summe der genetischen Variation (erwartete Heterozygotie und durchschnittliche Anzahl Allele) darstellt.
2. Der genetischen Differenzierung, d. h. der Verteilung der genetischen Variation zwischen den Rassen.
3. Den genetischen Distanzen als Summe der genetischen Variation zwischen Rassepaaren.

Darüber hinaus muss zwischen neutraler und adaptiver genetischer Variation unterschieden werden. Neutrale Variation bedeutet, dass alle Allele eines Genorts den gleichen Effekt auf das Trägerindividuum haben, während bei adaptiver Variation ein bestimmtes Allel Einfluss auf die Gesundheit oder Überlebensfähigkeit nimmt (Lowe et al., 2004).

Einer der bedeutendsten Einflussfaktoren auf die Diversität bzw. Differenzierung ist die Populationsgröße. Je kleiner eine Population ist, umso wahrscheinlicher ist es, dass sich die Allelfrequenzen ändern. Dieser Prozess der zufälligen Änderung der Allelfrequenzen wird als genetische Drift bezeichnet. Im Extremfall kann Drift zum Verlust von Allelen und dem darauf folgenden Verlust der Polymorphie führen, so dass ein Genort für nur ein Allel fixiert wird. Eine Reduktion der Populationsgröße kann beispielsweise durch die Besiedelung eines neuen Habitats durch nur eine kleine Anzahl an Individuen stattfinden, was als Gründereffekt („founder effect“) bezeichnet wird. Hedrick et al. (2001) konnten dies in einer Population Dickhornschafe nachweisen. Darüber hinaus führt beispielsweise eine Fragmentierung des Habitats einer zunächst weit verbreiteten Population zu einer Reduktion der Populationsgröße, was als Flaschenhals („bottleneck“) bezeichnet wird.

Eine weitere Einflussgröße ist Selektion. Diese zeigt keine Wirkung auf neutrale Marker wie Mikrosatelliten. Es konnte aber nach und nach gezeigt werden, dass scheinbar neutrale Mikrosatellitenmarker eng an Gene, die unter Selektion stehen, gekoppelt sind (Buitkamp et al., 1996; Lien et al., 1999; Weimann et al., 2001).

Der genetischen Differenzierung wirkt Genfluss, d. h. die Wanderung von Gameten, Individuen und ganzen Populationen von einem Ort an einen anderen, entgegen. Zwei vollständig isolierte Populationen würden dazu tendieren, verschiedene Allele zu fixieren, wobei jede Art von Genfluss diese Fixierung verhindert. Dennoch muss erst ein gewisser Grad an Genflussüberschuss vorhanden sein, um genetische Differenzierung aufgrund von Drift zu verhindern (Slatkin, 1995a).

Es werden direkte und indirekte Methoden unterschieden, um Genfluss zu quantifizieren. Direkte Methoden schätzen die Verbreitungsdistanzen und den Zuchterfolg der sich verbreitenden Population und leiten davon den Genfluss ab. Indirekte Methoden nutzen Allelfrequenzen und DNA-Sequenzen, wobei hier zwei Ansätze unterschieden werden. Der eine Ansatz basiert auf Wrights F_{ST} . Er stellt den Kehrwert des F_{ST} -Werts unter Annahme des „Island-Modells“ dar und wird Nm abgekürzt (Wright, 1951). Nm wird in „Anzahl Migranten pro Generation“ ausgedrückt. Fällt Nm kleiner als eins aus, so resultiert die genetische Drift in einer erheblichen genetischen Differenzierung. Der andere Ansatz zur indirekten Schätzung des Genflusses basiert auf den Frequenzen seltener Allele (Slatkin, 1987).

2.9 Darstellung genetischer Differenzierung

2.9.1 Neis Gendifferenzierungskoeffizient G_{ST}

Die gesamte genetische Diversität einer Population (H_T) gemessen in Form der gesamten erwarteten Heterozygotie unter Annahme des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts kann in einen Anteil an Diversität zwischen den Rassen (D_{ST}) und einen Anteil Diversität innerhalb der Rassen (H_S) aufgegliedert werden und lässt sich durch folgende Gleichung darstellen (Nei, 1973b):

$$H_T = D_{ST} + H_S.$$

H_S stellt das Mittel der erwarteten Heterozygotie innerhalb einer Population dar.

Die drei Diversitätsindizes H_S , H_T und D_{ST} können dazu verwendet werden, ein Maß für die genetische Differenzierung zu berechnen, welches Nei als Gendifferenzierungskoeffizient („coefficient of gene differentiation“) G_{ST} bezeichnet, wobei sich G_{ST} aus folgender Formel ableitet:

$$G_{ST} = \frac{D_{ST}}{H_T}.$$

2.9.2 Wrights F-Statistik

Wright (1951) berücksichtigt wie Nei die Parameter H_T und H_S , zusätzlich aber einen weiteren Parameter H_I , welcher die mittlere beobachtete Heterozygotie pro Individuum darstellt. Basierend auf drei Ebenen der Variation (Individuum, Population und Gesamtpopulation) unterscheidet Wrights Ansatz der F-Statistik drei Ebenen der Populationsstruktur, welche durch folgende Parameter dargestellt werden (Lowe et al., 2004):

F_{IS} : Dieser Wert kann auch als eine Art Inzuchtkoeffizient angesehen werden und beschreibt die Abweichung der beobachteten von der erwarteten Heterozygotie eines Individuums (H_I) innerhalb einer Population (H_S) (unter Annahme der Panmixie):

$$F_{IS} = \frac{H_S - H_I}{H_S}.$$

F_{ST} : Wird auch Fixationsindex genannt und stellt die Reduktion der Heterozygotie innerhalb der Populationen (H_S) bezüglich der Gesamtpopulation (H_T) aufgrund von Selektion oder Drift dar:

$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T}.$$

F_{IT} : Der gesamte Inzuchtkoeffizient beschreibt die Reduktion der Heterozygotie innerhalb der Individuen (H_I) bezüglich der Gesamtpopulation (H_T) aufgrund von gezielter Anpaarung innerhalb der Subpopulationen (F_{IS}) und aufgrund der Populationsunterteilung (F_{ST}):

$$F_{IT} = \frac{H_T - H_I}{H_T}.$$

Die drei Parameter der F-Statistik stehen folgendermaßen im Zusammenhang:

$$1 - F_{IT} = (1 - F_{IS})(1 - F_{ST}).$$

F_{ST} variiert theoretisch zwischen 0 und 1, während F_{IS} und F_{IT} sowohl positive als auch negative Werte annehmen können. Praktisch wurden in Studien an verschiedenen Tierarten aber F_{ST} -Werte zwischen 0,03 und 0,27 geschätzt (Tabelle 3). Positive F_{IS} -Werte bzw. F_{IT} -Werte weisen auf ein Heterozygotendefizit, negative Werte auf einen Heterozygotenüberschuss im Bezug auf das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht hin (Hedrick, 1999). Im Falle eines biallelen Markers sind F_{ST} und G_{ST} identisch, bei multiallelen Markern entspricht G_{ST} jedoch dem gewichteten Mittel von F_{ST} für alle Allele (Nei, 1973b).

2.9.3 Weir and Cockerhams F-Statistik

Weir und Cockerham (1984) formulierten Wrights F-Statistik als $F_{IS}(W\&C)$, $F_{IT}(W\&C)$ und $F_{ST}(W\&C)$ und berücksichtigten in ihren Annahmen ungleiche Stichprobengrößen und eine ungleiche Anzahl an gesammelten Populationen. Die Methode ist heute eine der am häufigsten gebrauchten Methoden zur Schätzung der F-Statistik (Weir, 1990).

Tabelle 3: Auf der Basis von Mikrosatelliten für verschiedene Tierarten geschätzte F_{ST} - und G_{ST} -Werte nach Wright* (1951), Nei** (1973b) und Weir und Cockerham*** (1984).

Tierart	F_{ST} *	G_{ST} **	F_{ST} (W&C)***	Autor
Hund	0,270			Parker et al. (2004)
		0,23		Irion et al. (2003)
Pferd	0,078	0,081	0,090	Cañon et al. (2000)
		0,148		Björnstad et al. (2000)
Schwein	0,270			Laval et al. (2000)
	0,180			Fan et al. (2002)
Rind	0,112	0,104	0,105	MacHugh et al. (1998)
			0,068	Jordana et al. (2003)
			0,107	Kantanen et al. (1999)
			0,061	Ibeagha-Awemu und Erhardt (2005)
Esel		0,036		Aranguren-Méndez et al. (2001)
Ziege		0,170		Saitbekova et al. (1999)
			0,143	Barker et al. (2001)
Schaf	0,061			Álvarez et al. (2004)
	0,070			Arranz et al. (2001b)
	0,163			Farid et al. (2000)
			0,085	Forbes et al. (1995)
			0,030	Rendo et al. (2004)
		0,170		Stahlberger-Saitbekova et al. (2001)
			0,080	Tapio et al. (2003)
			0,088	Tapio et al. (2005)

2.10 Statistische Verfahren zur Analyse von Populationsstrukturen

2.10.1 Hauptkomponentenanalyse

Die Hauptkomponentenanalyse gehört zu den multivariaten Statistiken (Hartung und Elpelt, 1999). Da für jedes Objekt (z. B. jede Rasse) eine Reihe von Parametern (z. B. Allelfrequenzen) erhoben wird, erhält man für jedes Objekt einen Ergebnisvektor. Durch die Transformation der möglicherweise korrelierten Daten (z. B. Allelfrequenzen) in deutlich weniger, nicht korrelierte Variablen, die Hauptkomponenten, erfolgt eine Dimensionsreduktion. Die Hauptkomponentenanalyse beruht entweder auf einer Kovarianzmatrix oder im Falle von unterschiedlich skalierten Daten auf einer

Korrelationsmatrix. Die Anzahl der zu wählenden Hauptkomponenten hängt von den so genannten Eigenwerten ab, welche beschreiben, wie viel der vorhandenen Variabilität im Datensatz durch die Komponenten zusätzlich erklärbar ist. Hierbei beschreibt die erste Hauptkomponente die höchste Variabilität.

2.10.2 Bayesian Model-based Clustering Analyse

Die Idee der Bayesian Model-based Clustering Analyse gründet auf der Annahme, dass der gesamte zu untersuchende Datensatz K unabhängigen Populationen (Subpopulationen) entstammt, deren Gruppenzuordnung jedoch nicht mehr bekannt ist. Da jede Population an jedem Genort durch einen Satz an Allelfrequenzen charakterisiert wird, ordnet die Analyse Individuen, basierend auf ihren individuellen Genotypdaten, Populationen zu und identifiziert Migranten und Mischindividuen. Die Methode wird auch dazu verwendet, Strukturen in einer Population aufzuspüren. Die Zuordnung geschieht unabhängig von der Annahme bestimmter Mutationsprozesse, allerdings wird angenommen, dass die Populationen im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht sind und alle der Marker Kopplungsgleichgewichte aufweisen (Pritchard et al., 2000). Des Weiteren wird die Analyse mit Hilfe der Bayes'schen Statistik (Bayes Theorem) durchgeführt. Wichtige Elemente der Bayes'schen Statistik sind die *a priori*- und *a posteriori*-Verteilungen. Die *a priori*-Verteilung ermöglicht es, zusätzliche Informationen in das statistische Modell einzubringen. Mit Hilfe der Markov Chain Monte Carlo Methode ist es möglich, durch Berechnung der Wahrscheinlichkeitsverteilung die Verteilung der Daten (*joint posterior distribution*) zu schätzen (Beaumont und Rannala, 2004) und somit Aussagen über die Zugehörigkeit von Individuen machen zu können.

In den letzten fünf Jahren wurde die Bayesian Model-based Clustering Analyse für eine Reihe unterschiedlicher Ansätze verwendet. Pritchard et al. (2000) empfehlen zur Bestimmung der wahrscheinlichsten Anzahl an Subpopulationen (K) die Betrachtung des Logarithmus der Wahrscheinlichkeit von K ($\ln \Pr(X | K)$). Die wahrscheinlichste Anzahl an Subpopulationen entspricht dem Punkt, an dem der Logarithmus, aufgetragen gegen die Anzahl an Subpopulationen (K), ein Plateau erreicht. Diesen Ansatz verfolgten Rosenberg et al. (2001) in 20 Hühnerrassen, Jones et al. (2004) bei der Untersuchung von Strukturen in der Population des Tasmanischen Teufels wie auch Pierpaoli et al. (2003) bei europäischen Wildkatzen. Auch Worley et al. (2004) konnten anhand der Betrachtung der logarithmierten Wahrscheinlichkeit genetische Strukturen in nordamerikanischen Dünnhornschafen aufdecken.

Einen anderen Ansatz verfolgten Rosenberg et al. (2002) und Parker et al. (2004). Sie verwendeten nicht diejenige Anzahl an Subpopulationen, welche die höchste

Wahrscheinlichkeit lieferte, sondern erhöhten die Anzahl an Subpopulationen sukzessiv um eins, um somit Strukturen innerhalb ihres Datensatzes aufzeigen zu können. So verwandten Parker et al. (2004) eine steigende Anzahl von $K = 2$ bis $K = 5$ und konnten hierdurch Auftrennungen innerhalb von 85 Hunderassen darstellen. Rosenberg et al. (2002) erkannten in einer humanen Population bestehend aus 52 Populationen sechs verschiedene Hauptgruppierungen, von denen fünf geographischen Regionen entsprachen. Es wird somit deutlich, dass dieser Ansatz vor allem für eine große Anzahl an Populationen verwendet wird, um grobe, teils regionale Strukturen aufzudecken.

2.11 Genetische Distanzen als Maß genetischer Diversität

Um genetische Diversität zwischen Rassen messen zu können, werden genetische Distanzen geschätzt. Genetische Distanzen sind Matrizen, welche die Unterschiede der Allelfrequenzen von Populationen in den verschiedenen Markersystemen zu einem Gesamtmaß für die Differenzierung eines Populationspaares zusammenfassen. Im Allgemeinen werden genetische Distanzen als paarweise Matrix zwischen verschiedenen Populationen geschätzt (Kalinowski, 2002).

In der Populationsgenetik werden vier verschiedene evolutionäre Kräfte beschrieben: Genetische Drift, Mutation, Selektion und Migration. Da davon ausgegangen wird, dass es sich bei Mikrosatelliten um neutrale Marker handelt, spielt Selektion für die Änderung der Allelfrequenzen zwischen den Rassen keine Rolle. Ferner wird Migration von den Evolutionsmodellen ignoriert, obwohl sie bei Rasseuntersuchungen eine nicht unwesentliche Rolle spielt. Allerdings spiegelt sich Migration, sollte sie denn auftreten, in der genetischen Distanz zwischen zwei Populationen wider. Für Studien von Beziehungen zwischen Tierarten wird das klassische Mutations-Drift-Modell angewandt. Da Mutationen aber erst von Bedeutung sind, wenn sich der beobachtete Zeitraum über eine sehr lange Zeit, wie sie für die Entstehung verschiedener Tierarten oder weltweiter Rassen nötig ist, erstreckt, können Mutationen bei europäischen Rassestudien außer Acht gelassen werden, da diese Rassen, evolutionär gesehen, in einem sehr kurzen Zeitraum (ca. 200 Jahre) entstanden sind. Daher ist der Hauptfaktor für die Änderung von Allelfrequenzen zwischen Rassen eines Kontinents an neutralen Genorten die genetische Drift (Eding und Laval, 1999).

Bei dem so genannten reinen Drift-Modell wird davon ausgegangen, dass der Inzuchtkoeffizient F dynamisch ist und kein Gleichgewicht erreicht. Daher stellen auf einem Drift-Modell basierende Distanzen ein Maß für die Inzucht dar (Eding und Laval, 1999). Reynolds (1983) führte ein Distanzmaß D_R ein, das auf Neis Minimum Distanz D_M (Nei, 1973a) basiert, aber einen Schätzwert für die Heterozygotie der Gründerpopulation

einbezieht. D_R stellt laut Eding und Laval (1999) das einzige geeignete Distanzmaß für die Untersuchung von Rassen eines Kontinents dar.

Dabei ist zu bemerken, dass Distanzmaße, die ausschließlich auf dem Drift-Modell beruhen, keine exakten Phylogenien bzw. evolutionären Hintergründe darstellen können, da die Distanzen hier sowohl von der Zeit als auch von der Populationsgröße abhängig sind. Sie stellen aber ein sehr gut geeignetes Mittel dar, um den Erhaltungswert von Rassen darzustellen (Eding und Laval, 1999).

2.12 Identifizierung von unter Selektion stehenden Genorten

Ein Hauptprinzip der Populationsgenomik beruht auf der Annahme, dass neutrale Marker, die über das gesamte Genom verteilt sind, evolutionären Einflussfaktoren in gleicher Weise unterliegen. Dies bedeutet aber, dass sich unter Selektion stehende Genorte oft anders verhalten als neutrale und folglich ein so genanntes „Ausreißer“-Muster der Variation aufweisen. Aus diesem Grunde ist es von großer Bedeutung, so genannte „Ausreißer-Loci“ zu erkennen, um diese bei Ableitungen von populationsdemographischer Geschichte auszuschließen. Auf der anderen Seite können auf diese Weise unter Selektionsdruck befindliche Genorte, d. h. Genorte, die auf Adaptation zurückschließen lassen, erkannt werden (Luikart et al., 2003).

Ausreißer-Genorte weisen ein von anderen Genorten abweichendes Verhalten auf. Dazu gehört ein außergewöhnlich hoher oder niedriger F_{ST} -Wert zwischen den Populationen oder ein Überschuss bzw. Defizit an Allelen mit niedriger Frequenz in einer Population, was zu einem Homozygotenüberschuss oder -defizit führt. Ein weiterer spezifischer Indikator ist ein Überschuss oder -defizit an Heterozygoten, so genannte F_{IS} -Ausreißer (Luikart et al., 2003).

Es gibt zwei allgemeine statistische Ansätze, um Genorte auf ein Ausreißer-Verhalten zu testen, wobei der eine eher eine theoretische (simulierte) und der andere eine empirische (beobachtete) Nullverteilung (F_{ST} oder Homozygotie) verfolgt. Der empirische Ansatz wird seltener verfolgt, da Hunderte von Loci benötigt werden, um eine robuste Nullverteilung zu bilden (Luikart et al., 2003).

Einen der theoretischen Ansätze stellt der so genannte „Ewens-Watterson-Test auf Neutralität“ dar. Ewens (1972) leitete eine Gleichung ab, bei der er die beobachtete Heterozygotie mit der erwarteten verglich. Überschreitet die beobachtete Heterozygotie einen kritischen Wert, wird die Nullhypothese zurückgewiesen (Watterson, 1978). Ein weiterer theoretischer Ansatz wurde von Beaumont und Nichols (1996) entwickelt. Sie verwenden Computersimulationen, mit deren Hilfe sie F_{ST} -Nullverteilungen simulieren, wobei verschiedene Mutationsmodelle (SSM oder IAM) angenommen werden können.

Anschließend werden die beobachteten F_{ST} -Werte gegen die Heterozygotien aufgetragen und mit einer Nullverteilung verglichen. Einen Nachteil der Methode von Beaumont und Nichols stellt die Tatsache dar, dass stets ein bestimmtes Mutationsmodell vorausgesetzt wird und die beobachtete Varianz von diesem Modell abhängt.

Bereits Mitte der 1960er Jahre schlug Cavalli-Sforza (1966) vor, die genetische Differenzierung von Populationen dafür zu nutzen, Selektion zu identifizieren. Seine Idee war, dass Genorte, die unter balancierender Selektion liegen und somit ähnliche Frequenzen zwischen den Populationen aufweisen, niedrigere F_{ST} -Werte aufweisen als neutrale Loci. Dem gegenüber sollten Loci, die unter divergierender Selektion stehen, das heißt bei denen verschiedene Allele in einer besseren Anpassung an die Umwelt resultieren, höhere F_{ST} -Werte besitzen.

2.13 Zuordnung von Einzeltieren zu ihrer Ursprungspopulation

Die Verfügbarkeit vieler polymorpher Marker schafft die Möglichkeit, den individuellen Genotyp dazu zu verwenden, die Ursprungspopulation eines Individuums zu bestimmen. Diese Zuordnung von Einzeltieren zu ihrer Ursprungspopulation erfolgt mit Hilfe so genannter „Assignment Tests“. Diese Tests stammen ursprünglich aus dem Bereich der Forensik, wo sie beispielsweise der Identifizierung von Tiertrophäen, die eventuell von geschützten Arten stammen (Manel et al., 2002), dienen. Darüber hinaus finden die Tests in der Ökologie ihren Einsatz, wo sie unter anderem der Lokalisierung des Ursprungshabitats verschiedener Spezies dienen (Haig et al., 1997). Neben diesen Anwendungen werden „Assignment Tests“ aber auch im Rahmen von Diversitätsstudien verwendet, um die Abgrenzung von Populationen bzw. die Vermischung von Rassen zu untersuchen. Weitere Anwendung finden sie in jüngerer Zeit auch im Rahmen der Sicherung von Lebensmittelqualität, da mit ihrer Hilfe beispielsweise Fleischprodukte mit „geschützter Ursprungsbezeichnung“ nach EU-Verordnung 92/2081/EWG auf ihre Rasse hin überprüft werden können, wie dies Ginja et al. (2002) mit Hilfe von 29 Mikrosatelliten zur Überprüfung portugiesischer Rinderrassen, deren Fleisch eine solche „geschützte Ursprungsbezeichnung“ besitzt, taten.

Methoden der Rassezuordnung („Breed Assignment“) lassen sich in zwei Kategorien einteilen. Die eine Kategorie umfasst allgemein anwendbare Methoden wie die Diskriminanzanalyse und das so genannte „Neuronale Netzwerk“, worauf im Weiteren aber nicht näher eingegangen werden soll. Eine zweite Kategorie beinhaltet so genannte „genetische Methoden“. Diese genetischen Methoden lassen sich in auf Wahrscheinlichkeiten der Allelfrequenzen und in auf genetischen Distanzen basierende Methoden einteilen.

Paetkau et al. (1995) zeigten als erste, dass ein Individuum zu derjenigen Rasse zugeordnet werden kann, in welcher der Genotyp des Individuums am wahrscheinlichsten vorkommt. Hierbei wird ein aus der Ursprungsrasse stammendes Tier aus dem Probensatz entfernt und die Allelfrequenzen in jeder Population neu berechnet. Anschließend wird das Individuum derjenigen Population zugeordnet, die den erwarteten Genotyp am wahrscheinlichsten widerspiegelt. Die Methode erweist sich aber dann als unzuverlässig, wenn in einer Rasse seltene Allele vorkommen, was dazu führen kann, dass die Ursprungsrasse ausgeschlossen wird, da das Allel zwar in dem Individuum, nicht aber in dem Referenzsatz vorkommt (Cornuet et al., 1999).

Eine weitere auf der Genotypwahrscheinlichkeit basierende Methode stellt die so genannte „Bayesian method“ dar. Rannala und Mountain (1997) nutzten als erste Bayes' Theorem, um Individuen einer Rasse zuzuordnen, wobei diese Methode der von Paetkau et al. (1995) sehr ähnlich ist, das Problem mit den seltenen Allelen aber entfällt. Bayes-Statistik erlaubt vorheriges Wissen über Populationen einzubeziehen, um das Modell zu spezifizieren. Allen Methoden ist gemein, dass sie stets von den Annahmen ausgehen, dass sich die Populationen im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht und die Marker im Kopplungsgleichgewicht befinden.

Diese Annahmen müssen für die dritte Methode, welche auf genetischen Distanzen basiert, nicht zutreffen. Mit dieser Methode wird ein Individuum derjenigen Rasse zugeordnet, zu der es die geringste genetische Distanz aufweist.

Cornuet et al. (1999) konnten zeigen, dass die auf Genotypwahrscheinlichkeiten basierenden Methoden, und im Besonderen der Bayes Ansatz, Individuen stets besser zuordneten als die Methoden, die auf genetischen Distanzen beruhen. Von den Distanzmethoden konnten die Individuen am sichersten mit Neis D_A Distanz (Nei et al., 1983) zugeordnet werden.

Verschiedene Studien haben gezeigt, dass sich Mikrosatelliten sehr gut dazu eignen, die Ursprungspopulation eines Individuums zu identifizieren (Cornuet et al., 1999; Paetkau et al., 1995; Rannala und Mountain, 1997). Gerade im Bereich der landwirtschaftlichen Nutztiere sind in den letzten Jahren „Assignment Tests“ zum Einsatz gekommen. Arranz et al. (2001b) untersuchten die Diversität spanischer Schafrassen basierend auf 18 Mikrosatelliten und konnten die Tiere mit hoher Sicherheit der korrekten Ursprungspopulation zuordnen. Achmann et al. (2004) untersuchten Lipizzaner aus Gestüten sieben verschiedener Länder. Mit Hilfe von 18 Mikrosatelliten konnten sie das korrekte Ursprungsgestüt identifizieren. Cañon et al. (2000) leiteten die genetische Struktur keltischer Pferderassen in Spanien auf Basis von 13 Mikrosatelliten ab und konnten zwischen 77 und 96 % der Individuen ihrer ursprünglichen Rasse zuordnen.

Am häufigsten wurden „Assignment Tests“ in Rinderstudien verwendet. MacHugh et al. (1998) konnten mit nur zehn Mikrosatelliten sieben Rinderrassen mit nahezu 100 % korrekt zuordnen. Blott et al. (1999) untersuchten ebenfalls sieben Rinderrassen und verglichen biallele und hoch polymorphe Marker (Mikrosatelliten) bezüglich ihrer Eignung für die Rassezuordnung. Sie konnten aufzeigen, dass sich Mikrosatelliten besser eignen und hierbei vor allem diejenigen mit hohem Heterozygotiegrad bzw. hoher Anzahl an Allelen. Des Weiteren zeigten sie auf, dass für Kreuzungstiere dreimal so viele Marker (40) verwendet werden müssen wie für reinrassige Tiere (15). Weitere Studien im Rind wurden von Cañon et al. (2001), Maudet et al. (2002) und Moioli et al. (2004) durchgeführt.

3 Material und Methoden

3.1 Probenmaterial

3.1.1 Stichprobenmaterial

Zur Untersuchung lagen Blut- bzw. DNA-Proben von 57 europäischen Rassen und Rassen des Nahen Ostens (Ägypten, Saudi-Arabien und Türkei) aus insgesamt 15 Ländern vor (Abbildung 6). Bei diesen Rassen handelt es sich größtenteils um autochthone, teilweise aber auch um internationale Rassen wie das Merino. Von jeder Rasse wurden 31 Tiere untersucht. Ausnahmen bildeten die Rassen Spanisches Merino II ($n = 32$), Zyprisches Fettschwanzschaf ($n = 32$), Churro ($n = 30$), Naemi ($n = 29$), Heri ($n = 29$), Ungarisches Tsigai ($n = 29$) und Akkaraman ($n = 17$), so dass insgesamt 1748 Tiere in die Untersuchung eingingen (Tabelle 4). Die beiden Rassen Braunes und Weißes Bergschaf wurden zu einer Rasse zusammengefasst. Zur Überprüfung der Qualität der Probensammelstrategie wurde eine Rasse doppelt gesammelt (Spanisches Merino I und II). Alle Tiere waren weitgehend unverwandt. Von den deutschen Rassen (Braunes und Weißes Bergschaf, Rhönschaf, Merinolandschaf und Graue gehörnte Heidschnucke) lag Vollblut, von den anderen Rassen genomische DNA in einer Konzentration von 100 ng/ μ l vor. Vor der Verwendung wurde die DNA mit 1x TE auf 10 ng/ μ l verdünnt. Die Proben aller Rassen wurden im Rahmen des Projektes ECONOGENE (QLK5-CT-2001-02461) gesammelt und von den jeweiligen Partnern zur Verfügung gestellt. Die Herkunft der Proben einer jeden Rasse wurde mit Hilfe des NUTS-Codes (http://europa.eu.int/comm/eurostat/ramon/nuts/home_regions_en.html), einem Geo-Code-Standard, der die verwaltungstechnische Einteilung Europas darstellt, aufgenommen. Dieser NUTS-Code wird in drei Teile unterteilt und entspricht je nach Land einer anderen verwaltungstechnischen Einheit. Um die untersuchten Rassen geographisch einzuordnen, wurde der NUTS-Code 2 mit in die Tabelle 4 aufgenommen. Dieser entspricht in Deutschland beispielsweise dem Regierungsbezirk.

Informationen zur Zuchtgeschichte und geographischen Verbreitung der Schafrassen sind im Anhang aufgeführt.

3.1.2 Standardproben

3.1.2.1 DNA-Proben zur Standardisierung

Institut für Tierzucht und Haustiergenetik der Justus-Liebig-Universität Gießen:

Gi2002: Herkunft: Lehr- und Forschungsanstalt Oberer Hardthof, Rasse: Merinolandschaf, Geschlecht: männlich, Identifizierung: weiß 238/516/1

Gi2003: Herkunft: Lehr- und Forschungsanstalt Oberer Hardthof, Rasse: Merinolandschaf, Geschlecht: männlich, Identifizierung: 1719HS; Lab. Nr.: 3742-2003

School of Biosciences, Biodiversity and Ecological Processes Research Group der University of Wales in Cardiff, Großbritannien:

Cardiff-1: Rasse: Skudde

Cardiff-2: Rasse: Chios

Cardiff-3: Rasse: Turcana

3.1.2.2 Längen- und Konzentrationsstandards

Applied Biosystems, Darmstadt: Größenstandard ROX 500

Institut für Tierzucht und Haustiergenetik:

Längenstandard *ALFexpress* DNA Sequencer: ALF-Leitermix: 74 bp; 124 bp; 170 bp; 202 bp; 266 bp (Markierung: Cy5) (Hiendleder et al., 1998a)

MBI Fermentas GmbH, St. Leon-Rot: pUC Mix Marker 8 (67-1116 bp)



Abbildung 6: Geographische Zuordnung der Schafrassen.

Tabelle 4: Schafrassen mit Abkürzung (Abk.), Anzahl untersuchter Proben (n), Herkunftsland und -region (NUTS2).

Rasse	Abk.	n	Herkunftsland	NUTS2
Akkaraman	AKK	17	Türkei	Zentralanatolien, Ostanatolien,
Altamurana*	ALT	31	Italien	Molise, Puglia
Anogeiano	ANO	31	Griechenland	Kreta
Bardhoka	BAR	31	Albanien	Tirana, Tropoja, Lehze, Shkodra
Bergamasca	BER	31	Italien	Lombardei
Braunes/Weißes Bergschaf **	BBS	31	Deutschland	Mittelfranken, Schwaben, Oberbayern
Churro (Bragancana)	CHU	30	Portugal	Viana do Castelo, Braga
Cikta	CIK	31	Ungarn	Donantul
Colmenareña	CLM	31	Spanien	Madrid
Dagliç	DAG	31	Türkei	Westanatolien, Süd-West-Anatolien
Delle Langhe	LAN	31	Italien	Piemont
Exmoor Horn	EXH	31	Großbritannien	Somerset, Devon
Gentile di Puglia	GDP	31	Italien	Molise, Puglia
Graue gehörnte Heidschnucke	GGH	31	Deutschland	Lüneburger Heide
Heri	HER	29	Saudi-Arabien	unbekannt
Kalarritiko	KAL	31	Griechenland	Thessalien
Kamieniec	KAM	31	Polen	Warminsko-Mazurskie, Mazowieckie
Karagouniko	KAG	31	Griechenland	Thessalien
Karayaka	KRY	31	Türkei	Zentral-Nordanatolien
Kefallinias	KEF	31	Griechenland	Ionische Inseln
Kymi	KIM	31	Griechenland	Zentral-Griechenland
Laticauda	LAT	31	Italien	Campania
Lesvos	LES	31	Griechenland	Nord-Ägäis
Manchega	MCG	31	Spanien	Castilla-La Mancha
Merinolandschaf	DML	31	Deutschland	Schwaben, Mittelfranken, Gießen, Darmstadt, Oberbayern
Morkaraman	MOR	31	Türkei	Ostanatolien
Naemi	NAE	29	Saudi-Arabien	unbekannt
Najdi	NAJ	31	Saudi-Arabien	unbekannt
Orino	ORI	31	Griechenland	Epirus

Fortsetzung Tabelle 4:

Rasse	Abk.	n	Herkunftsland	NUTS2
Ossimi	OSS	31	Ägypten	unbekannt
Pilioritiko	PIL	31	Griechenland	Thessalien
Polnisches Bergschaf (Gorska)	GOR	31	Polen	Malopolskie
Polnische Heidschnucke* (Wrzosowka)	WRZ	31	Polen	Lodzkie, Podlaskie, Wielkopolskie, Zachodnie
Polnisches Merino	PME	31	Polen	Kujawsko-Pomorskie
Pomorska	POM	31	Polen	Pomorskie, Zachodnio-Pomorskie
Racka	RAC	31	Ungarn	Tiszanul
Rhönshaf	RHO	31	Deutschland	Thüringen, Unterfranken, Kassel, Gießen
Rubio del Molar	RBM	31	Spanien	Madrid
Ruda	RUD	31	Albanien	Kavaje, Diber, Librazhd, Kukes, Gramsh, Kamez
Schwarzes Karakul	KKL	31	Rumänien	Moldawien
Scottish Blackface	SBF	31	Großbritannien	Scotland, North East
Segureña	SGR	31	Spanien	Murcia, Andalucia
Sfakia	SFA	31	Griechenland	Kreta
Shkodrane	SHK	31	Albanien	Malsia Madhe
Skopelos	SKO	31	Griechenland	Thessalien, (Inseln Skopelos, Skiathos)
Spanisches Merino I	MRS	31	Spanien	Extremadura
Spanisches Merino II	REF	32	Spanien	unbekannt
Swaledale	SDL	31	Großbritannien	North-West, Yorkshire and the Humber, East Midlands
Thône et Marthod	THM	31	Frankreich	Rhône Alpes
Transsilvanisches Merino	RME	31	Rumänien	Transsilvanien
Rumänisches Tsigai	RTS	31	Rumänien	Transsilvanien
Ungarisches Tsigai	UTS	29	Ungarn	Tiszanul, Kunsag, Donantul
Turcana	TUR	31	Rumänien	Transsilvanien
Ungarisches Merino	UME	31	Ungarn	Kunsag, Dunantul
Welsh Mountain	WMT	31	Großbritannien	Wales
Zelazna	ZEL	31	Polen	Lodzkie, Podlaskie
Zyprisches Fettschwanzschaf	FTS	32	Zypern	unbekannt

* geringgradig vom Aussterben bedroht.

** Braunes Bergschaf vom Aussterben bedroht.

3.2 Verbrauchsmaterialien

3.2.1 Chemikalien, Puffer und Reaktionskits

Amresco, Ohio, USA: N,N,N',N'-Tetramethylethyldiamin (TEMED)

Applchem GmbH, Darmstadt: Agarose low EEO, 10x TBE (0,89 mM Tris; 0,02 mM EDTA-Na₂H₂O; 0,89 mM Borsäure), H₂O für Molekularbiologie, Formamid

Bio-Rad, München: Acrylamid/Bisacrylamid 29:1 (30%ig v/w), Harnstoff

Eppendorf AG, Hamburg: Magnesiumchlorid, Taq-Reaktionspuffer

J.T. Baker, Deventer, Holland: HPLC-Wasser

Merck AG, Darmstadt: Ammoniumchlorid, Ammoniumpersulfat (APS), Bromphenolblau, Dimethylsulfoxid (DMSO), Ethylendiamintetraessigsäure-Na₂-Salz (EDTA), Ethanol, Kaliumchlorid, Natriumchlorid, Natriumhydroxid, Tris(hydroxymethyl)aminomethan (Tris), Xylencyanol FF

Qiagen, Hilden: QIAGEN Multiplex PCR Kit

Peqlab Biotechnologie GmbH, Erlangen: peqGOLD dNTP-Mix, Peqlab S (PCR-Reaktionspuffer)

Serva Feinbiochemica GmbH & Co, Heidelberg: Sodiumdodecylsulfat (SDS), Ethidiumbromid

3.2.2 Enzyme

Biometra, biomedizinische Analytik, Göttingen: Proteinase K (10 mg/ml Stock)

Eppendorf AG, Hamburg: Taq-(*Thermus aquaticus*) DNA-Polymerase (5 U/μl)

3.2.3 Oligonukleotide

Carl Roth GmbH & Co. KG, Karlsruhe: unmarkierte Oligonukleotide

Applied Biosystems, Darmstadt: VIC bzw. NED markierte Oligonukleotide

Sigma-Aldrich Chemie GmbH, München: 6-FAM bzw. Cy5 markierte Oligonukleotide

3.2.4 Plastikwaren, Filter und Tücher

Biozym, Hess. Oldendorf: PCR-Cups Soft Tubes® mit Deckel Soft Strips®

Corning Inc., Corning, New York, USA: Thermowellplatten, 96-well

Kimberly-Clark, Roswell, USA: Kimwipes®

Molecular BioProducts, Inc., San Diego, Kalifornien, USA: Pipettenspitzen gestopft

Sarstedt AG & Co., Nümbrecht: EDTA-Monovetten, Pipettenspitzen, 1,5 ml Reagiergefäße

Schleicher & Schnell, Dassel: Membranfilter (Porengröße 0,2 µm)

3.3 Geräte

Amersham Biosciences Europe GmbH, Freiburg: Spektralphotometer GeneQuant II, Spektralphotometermikrozelle (10 mm Pfadlänge), *ALFexpress* DNA Sequencer

Applied Biosystems, Darmstadt: ABI PRISM® 377 DNA Sequencer; Borosilikat-Glasplatten (36 cm Länge), mylare Spacer (0,2 mm stark), 36-well/48-well Haifischzahnkamm (mylar, 0,2 mm stark), Thermocycler PE 9600

Beckmann Instrumens, München: Zentrifuge Beckmann J2-21M/E Centrifuge

Biometra, Göttingen: Photodokumentation *BioDocAnalyse*; Thermalprinter Sony UP-D895, Thermalpapier high glossy für Thermalprinter

Bio-Rad, München: Netzgerät für Elektrophoreseeinheit Power Pac 3000, Thermocycler iCycler

Brandt GmbH & Co. KG, Wertheim: Transferpette®-8 (2,5 bis 25 µl)

C.B.S. Scientific Company, Del Mar, Kalifornien, USA: Elektrophoreseeinheit CBS Kammer Modell SGU-030

Eppendorf AG, Hamburg: Pipette Research Pro 8 x 10

Gilson S.A.S, Villiers le belle, Frankreich: Pipette Pipetman® P10, P20, P200, P1000, Distriman, Multipette Pipetman 8 x 200

Heidolph, Kehlheim: Heizplatte mit Magnetrührer MR2002

Heraeus Instruments GmbH, Hanau: Zentrifuge Biofuge 13R

International Biotechnologies Inc., New Haven, Connecticut, USA: Elektrophoreseeinheit IBI Kammer Modell HRH

Julabo Labortechnik, Seelbach: Wasserbad Julabo 22A

Peqlab Biotechnologie GmbH, Erlangen: Minizentrifuge Combispin FVL-2400 mit Vortex

Satorius AG, Göttingen: Analysenwaage AC211S

Wissenschaftlich technische Werkstätten, Weilheim: pH-Meter pH 537

3.4 Computerprogramme

Amersham Biosciences, Freiburg: AlleleLocator V 1.03

Applied Biosystems, Darmstadt: Genotyper V 3.7 NT, GeneScan Analysis Software

Belkhir et al. (2004): GENETIX V 4.05.2

Beaumont und Balding (2004): FDIST2

Cornuet (1999): GENECLASS V 1.0.02

Cornuet und Luikart (1996): BOTTLENECK

Felsenstein (2004): PHYLIP Programmpaket

Programme: GENDIST, SEQBOOT, CONSENSE, NEIGHBOR

Glaubitz (2003): CONVERT

Goudet (2001): FSTAT V 2.9.3

Huson (1998): SplitsTree4

Langella (2002): POPULATIONS V 1.2.28

Marshall et al. (1998): CERVUS V 2.0

Page (1996): TreeView V 1.6.6

Pritchard et al. (2000): STRUCTURE V 2.0beta

Raymond & Rousset (2001): GENEPOP V 3.1

Rosenberg et al. (2004): DISTRUCT

SPSS Inc.: SPSS für Windows, V 10.0.7

Yeh et al. (1997): POPGENE V 1.31

3.5 Molekularbiologische Methoden

3.5.1 Gewinnung von Leukozyten aus Vollblut

Zur Gewinnung der Leukozyten wurden die mit etwa 9 ml Vollblut gefüllten EDTA-Monovetten 20 min bei 2500 rpm zentrifugiert. Der Buffy coat zwischen Plasma und Erythrozyten wurde mit einer Pipette in 1,5 ml Reagiergefäße überführt und bis zur weiteren Verwendung bei -20 °C tiefgefroren.

3.5.2 Isolation von DNA aus Leukozyten

Die Isolation der DNA aus Leukozyten erfolgte nach der Aussalzmethode von Montgomery und Sise (1990) (modifiziert). Modifikationen betrafen die Zentrifugierzeit und -geschwindigkeit, die statt 2000 rpm 4200 rpm, bzw. statt 1000 rpm für 3 min, 3000 rpm für 5 min betrug.

3.5.3 Bestimmung der DNA-Qualität bzw. -Quantität

Die Erfassung der DNA-Konzentration und -Qualität erfolgte im Spektralphotometer nach Sambrook et al. (1989). Darüber hinaus wurde die Konzentration und Qualität durch Vergleich der aufgetragenen Proben mit Standardproben auf einem Agarosegel überprüft (Prinzenberg, 1998; Weimann, 2000).

3.5.4 Polymerasekettenreaktion (PCR)

3.5.4.1 Mikrosatellitenmarker

Wie aus Tabelle 5 zu entnehmen ist, wurden im Rahmen dieser Untersuchungen zehn von der FAO (1998a) empfohlene und weitere 19 Mikrosatellitenmarker unter Einbeziehung weiterer Chromosomen aus unterschiedlichen Literaturangaben verwendet. Zwei weitere Marker (*MAF214* und *MCM527*) sind in der Literatur bisher nicht erwähnt. Somit wurden insgesamt 31 Mikrosatellitenmarker zur Typisierung der Rassen verwendet, die sowohl bovinen, als auch ovinen und caprinen Ursprungs sind. Marker auf den Chromosomen OAR8, OAR21, OAR22 und OAR23 wurden nicht einbezogen. Primersequenzen und Allellängen der untersuchten Marker sind in Tabelle 5 dargestellt. Alle unter „Lab“ mit „Gi“ gekennzeichneten Marker wurden am Institut für Tierzucht und Haustiergenetik der Universität Gießen typisiert, alle mit „No“ gekennzeichneten an der School of Biological Sciences der University of East Anglia in Norwich, Großbritannien und alle mit „Ca“ ausgewiesenen Marker an der School of Biosciences, Biodiversity and Ecological Processes Research Group der Universität Wales in Cardiff, Großbritannien. Zur Detektion der Fragmente durch den *ALFexpress* DNA Sequencer (*Amersham Biosciences*

Europe GmbH, Freiburg) wurde je ein Oligonukleotid eines Primerpaars am 5'Ende von den Bezugsfirmen mit Indodicarbocyanin (Cy5) markiert. Die Primer für den ABI PRISM® 377 DNA Sequencer (*Applied Biosystems, Darmstadt*) wurden mit dem Farbstoff VIC, NED oder 6-FAM markiert (Tabelle 7). Zwei der untersuchten Marker (*BM1329* und *HUJ616*) wiesen Stotterbanden bzw. so genannte „Plus-A-Veränderungen“ auf. Diesen Markern wurde daher ein PIGtail, bestehend aus den sieben Basen „GTTTCTT“, an das 5'-Ende des Vorwärtsprimers angehängt (Brownstein et al., 1996).

Tabelle 5: Typisierungslabor (Lab), Kartierung (OAR), Primersequenzen (fett: PIGtail) und Allellängen (bp) der verwendeten Mikrosatellitenmarker.
* Von der FAO (1998a) empfohlene Marker.

Lab Name	OAR	Primersequenz (5' → 3')	bp
oben: Vorwärtsprimer, unten: Rückwärtsprimer			
Gi <i>BM1329</i> ¹	6	GTTTCTT TGTTTAGGCAAGTCCAAAGTC AACACCGCAGCTTCATCC	160-182
Ca <i>BM1824</i> ¹	1	GAGCAAGGTGT TTT TCCAATC CAT TCT CCA ACTGCT TCCT TG	165-177
Gi <i>BM8125</i> * ¹	17	CTCTATCTGTGGAAAAGGTGGG GGGGGT TAGACT TCAACATACG	110-130
Gi <i>DYMS1</i> ²	20	AACAACATCAAACAGTAAGAG CATAGTAACAGATCT TCCTACA	159-211
Gi <i>HUJ616</i> * ³	13	GTTTCTT TTCAA ACTACACATTGACAGGG GGACCT TTGGCAATGGAAGG	114-160
No <i>ILSTS005</i> ⁴	7	GGAAGCAATGAAATCTATAGCC TGTTCTGTGAG TTTGTAAGC	174-218
No <i>ILSTS011</i> ⁵	9	GCTTGCTACATGGAAAGTGC CTAAAATGCAGAGCCCTACC	256-294
No <i>ILSTS028</i> ⁶	3	TCCAGAT TTTG TACCAGACC GTCATGTCATACCT TTGAGC	105-177
Ca <i>INRA063</i> ⁷	14	AT TTGCACAAGCTAAATCTAACC AAACCACAGAAATGCT TTGGAAG	163-199
No <i>MAF33</i> ⁸	9	GATCT TTGT TTCAATCTAT TCCAATTTC GATCATCTGAGTGTGAGTATATACAG	121-141
Ca <i>MAF65</i> ⁹	15	AAAGGCCAGAGTATGCAATTAGGAG CCACTCCTCCTGAGAATATAACATG	123-127

¹ Bishop et al. (1994), ² Buitkamp et al. (1996), ³ Shalom et al. (1993), ⁴ Brezinsky et al. (1993a), ⁵ Brezinsky et al. (1993b), ⁶ Kemp et al. (1995), ⁷ Vaiman et al. (1994), ⁸ Buchanan und Crawford et al. (1992c), ⁹ Buchanan et al. (1992)

Fortsetzung Tabelle 5:

Lab	Name	OAR	Primersequenz (5' → 3')	bp
			oben: Vorwärtsprimer, unten: Rückwärtsprimer	
Ca	MAF70 ¹⁰	4	CACGGAGTCACAAAGAGTCAGACC GCAGGACTCTACGGGGCCTTTTGC	124-166
Ca	MAF209 ¹¹	17	GATCACAAAAAGTTGGATAACAACCGTGG TCATGCACTTAAGTATGTAGGATGCTG	109-135
No	MAF214	16	GGGTGATCTTAGGGAGGTTT*TTGGAGG AATGCAGGAGATCTGAGGCAGGGACG	174-282
No	MCM140 ¹²	6	GTTCGTACTTCTGGGTACTGGTCTC GTCCATGGATTTGCAGAGTCAG	167-193
No	MCM527	5	GTCCAT*GCCTCAAATCAATTC AAACCACTTGACTACTCCCCAA	159-183
Gi	OarAE129 * ¹³	5	AATCCAGTGTGTGAAAGACTAATCCAG GTAGATCAAGATATAGAATATTT*TTCAACACC	130-166
Gi	OarCP34 * ¹⁴	3	GCTGAACAATGTGATATGT*TCAGG GGGACAATACTGTCTTAGATGCTGC	112-130
Gi	OarCP38 * ¹⁴	10	CAACTTTGGTGCATATTCAAGGTTGC GCAGTCGCAGCAGGCTGAAGAGG	112-136
Ca	OarFCB20 * ¹⁵	2	AAATGTGT*TTAAGAT*CCATACAGTG GGAAAACCCCATATATACCTATAC	95-120
Gi	OarFCB128 *	2	ATTAAAGCATCTTCTCT*TTATTTCCCTCGC CAGCTGAGCAACTAAGACATACATGCG	96-130
Ca	OarFCB193 ¹⁶	11	TTTCATCTCAGACTGGGATTCAGAAAGGC GCT*TGGAATAACCCTCCTGCATCCC	96-136
No	OarFCB226 ¹⁶	2	CTATATGTTGCCTTTCCCTTCCTGC GTGAGTCCCATAGAGCATAAGCTC	119-153
Ca	OarFCB304 ¹⁶	19	CCCTAGGAGCT*TTCAATAAAGAATCGG CGCTGCTGTCAACTGGGTCAGGG	150-188
Gi	OarHH47 * ¹⁷	18	TTTAT*TGACAAACTCTCT*TCCTAACTCCACC GTAGTTATTT*AAAAAATATCATACCTCTTAAGG	130-152
Ca	OarJMP29 * ¹⁸	24	GTATACACTGGACACCGCTT TGTAC GAAGTGGCAAGATTCAGAGGGGAAG	96-150

¹⁰ Buchanan und Crawford (1992b), ¹¹ Buchanan und Crawford (1992a), ¹² Hulme et al. (1995), ¹³ Penty et al. (1993), ¹⁴ Ede et al. (1995), ¹⁵ Buchanan et al. (1994), ¹⁶ Buchanan und Crawford (1993), ¹⁷ Henry et al. (1993), ¹⁸ Genbank Accession No. U30893

Fortsetzung Tabelle 5:

Lab Name	OAR Primersequenz (5' → 3')		bp
	oben: Vorwärtsprimer, unten: Rückwärtsprimer		
Ca <i>OarJMP58</i> ¹⁹	26	GAAGTCATTGAGGGGTCGCTAACC CTTCATGTTTACAGGACTTTCTCTG	145-169
Gi <i>OarVH72</i> * ²⁰	25	GGCCTCTCAAGGGGCAAGAGCAGG CTCTAGAGGATCTGGAATGCAAAGCTC	121-145
No <i>SR-CRSP-I</i> ²¹	1	TGCAAGAAGTTTTCAGAGC ACCCTGGTTTCACAAAAGG	116-148
No <i>SR-CRSP-J</i> ²¹	18	GGACTCTACCAACTGAGCTACAAG GTTTCTTTGAAATGAAGCTAAAGCAATGC	126-158
No <i>SR-CRSP-9</i> ²²	12	AGAGGATCTGGAAATGGAATC GCACTCTTTTCAGCCCTAATG	99-135

¹⁹ Genebank Accession No. U35058, ²⁰ Pierson et al. (1993), ²¹ Arevalo et al. (1994),
²² Bhebhe et al. (1994)

Alle weiteren Ausführungen im Methodenteil beziehen sich ausschließlich auf die am Institut für Tierzucht und Haustiergenetik der Universität Gießen im Rahmen dieser Arbeit typisierten Marker.

3.5.4.2 Einzel-PCR-Bedingungen

Die PCR-Bedingungen der Einzelreaktionen der verschiedenen Marker wurden durch Variation der Annealingtemperatur mit Hilfe eines Gradientencyclers (*iCycler*, Bio-Rad, München), Variation des Magnesiumgehalts (1,5 bis 3,0 mM), durch Verwendung unterschiedlicher Puffer (Peqlab S (*Peqlab Biotechnologie GmbH*, Erlangen) bzw. Eppendorf Taq-Puffer (*Eppendorf AG*, Hamburg) bzw. durch Zusatz von DMSO (5 % v/v) als Adjuvanz optimiert. Der Standardreaktionsansatz mit einem Gesamtvolumen von 15 µl enthielt 30 bis 50 ng DNA, 10 µM je Primer, 0,2 µM je dNTP und 0,35 U Taq-Polymerase. Falls nicht gesondert erwähnt, wurde ein Standard-PCR-Protokoll mit einer initialen Denaturierung von 2 min bei 95 °C, 30 Zyklen mit jeweils einer Denaturierung von 30 s bei 95 °C, einem 30 s dauernden Annealing entsprechend den Temperaturen in Tabelle 6 und 7 und einer Elongation bei 72 °C für ebenfalls 30 s verwendet. Hieran schlossen sich eine zehnminütige finale Elongation (72 °C) und ein anschließendes Herunterkühlen auf 4 °C an. Details zu den Bedingungen der Einzelreaktionen sind den Tabellen 6 (*ALFexpress*) und 7 (*ABI Prism*®377 DNA Sequencer) zu entnehmen.

Tabelle 6: Einzel-PCR-Bedingungen der Mikrosatelliten zur Analyse im *ALFexpress*.
Jeweils ein Primer ist mit dem Farbstoff Cy5 markiert.

Marker	MgCl ₂ -Konz.	Annealing-temperatur	Anzahl Zyklen	Adjuvanz	Puffer**
<i>BM1329</i>	1,5 mM	58 °C	30	-	<i>Taq</i> -Puffer**
<i>BM8125</i>	2,0 mM	58 °C	30	-	<i>Taq</i> -Puffer**
<i>DYMS1</i>	1,5 mM	60 °C	30	-	<i>Taq</i> -Puffer**
<i>HUJ616</i>	1,5 mM	55 °C	30	-	<i>Taq</i> -Puffer**
<i>OarAE129</i>	2,0 mM	63 °C	30	-	<i>Taq</i> -Puffer**
<i>OarCP34</i>	2,0 mM	58 °C	30	-	<i>Taq</i> -Puffer**
<i>OarFCB128</i>	2,0 mM	58 °C	30	-	<i>Taq</i> -Puffer**
<i>OarHH47</i>	2,0 mM	58 °C*	*	-	<i>Taq</i> -Puffer**
<i>OarVH72</i>	2,0 mM	57 °C	30	-	<i>Taq</i> -Puffer**

* Touchdown: 10 Zyklen à 68 °C-1 °C ; 25 Zyklen à 58 °C

** *Eppendorf AG, Hamburg*

Tabelle 7: Einzel-PCR-Bedingungen der Mikrosatelliten zur Analyse im *ABI Prism® 377* DNA Sequencer.

Marker	MgCl ₂ -Konz.	Annealing-temperatur	Anzahl Zyklen	Adjuvanz	Farbstoff	Puffer
<i>BM1329</i>	2,0 mM	50 °C	30	-	6-FAM	<i>Taq</i> -Puffer**
<i>BM8125</i>	3,0 mM	52 °C	30	-	NED	<i>Taq</i> -Puffer**
<i>DYMS1</i>	1,5 mM	59 °C	30	-	NED	<i>Taq</i> -Puffer**
<i>HUJ616</i>	1,5 mM	55 °C	30	-	VIC	<i>Taq</i> -Puffer**
<i>OarAE129</i>	2,0 mM	55 °C	30	-	NED	<i>Taq</i> -Puffer**
<i>OarCP34</i>	2,0 mM	57 °C	30	-	VIC	<i>Taq</i> -Puffer**
<i>OarCP38</i>	2,5 mM	52 °C	40	5 % DMSO	6-FAM	Peqlab S*
<i>OarFCB128</i>	1,5 mM	55 °C	30	-	6-FAM	<i>Taq</i> -Puffer**

* *Peqlab Biotechnologie GmbH, Erlangen*

** *Eppendorf AG, Hamburg*

3.5.4.3 Multiplex-PCR zur Analyse am ABI PRISM® 377 DNA Sequencer

Es wurden insgesamt drei Multiplex-PCR-Reaktionen etabliert. Hierfür wurde das QIAGEN® Multiplex PCR Kit (*Qiagen, Hilden*) verwendet. Der empfohlene Reaktionsansatz von 25 µl wurde auf insgesamt 12 µl Gesamtvolumen reduziert (Obexer-Ruff, 2003), so dass pro Ansatz lediglich 10 bis 20 ng Template-DNA eingesetzt wurden.

Zunächst wurde aus den verwendeten Primern ein 10x Primermix erstellt, der alle Primer in gleichen Anteilen enthielt (2,0 μM). Je nach Intensität der Marker in der Elektrophorese wurde der Anteil der verschiedenen Primer variiert, so dass die Konzentration der jeweiligen Primer zwischen 0,5 und 2,0 pmol/ μl betrug. Die Protokolle für die Multiplex-PCR-Reaktionen mit dem QIAGEN® Multiplex PCR Kit (*Qiagen, Hilden*) sind in den Tabellen 8 bis 12 aufgeführt.

Tabelle 8: 10x Primermix Multiplex Nr.1: *OarAE129/HUJ616/OarFCB128*.
(fwd: Vorwärtsprimer; rev: Rückwärtsprimer)

Primer (Konzentration)	Volumen	Konzentration
<i>OarAE129</i> fwd/rev (50 pmol/ μl)	2 x 20 μl	2,0 μM
<i>HUJ616</i> fwd/rev (50 pmol/ μl)	2 x 10 μl	1,0 μM
<i>OarFCB128</i> fwd/rev (50 pmol/ μl)	2 x 5 μl	0,5 μM
H ₂ O für Molekularbiologie	430 μl	
Gesamtvolumen	500 μl	

Tabelle 9: 10x Primermix Multiplex Nr.2: *DYMS1/OarHH47/OarVH72*.
(fwd: Vorwärtsprimer; rev: Rückwärtsprimer)

Primer (Konzentration)	Volumen	Konzentration
<i>DYMS1</i> fwd/rev (50 pmol/ μl)	2 x 20 μl	2,0 μM
<i>OarHH47</i> fwd/rev (50 pmol/ μl)	2 x 20 μl	2,0 μM
<i>OarVH72</i> fwd/rev (50 pmol/ μl)	2 x 5 μl	0,5 μM
H ₂ O für Molekularbiologie	410 μl	
Gesamtvolumen	500 μl	

Tabelle 10: 10x Primermix Multiplex Nr.3: *BM8125/OarCP34*.
(fwd: Vorwärtsprimer; rev: Rückwärtsprimer)

Primer (Konzentration)	Volumen	Konzentration
<i>BM8125</i> fwd/rev (50 pmol/ μl)	2 x 5 μl	0,5 μM
<i>OarCP34</i> fwd/rev (50 pmol/ μl)	2 x 10 μl	1,0 μM
H ₂ O für Molekularbiologie	470 μl	
Gesamtvolumen	500 μl	

Dieser Primermix wurde dann jeweils als 10x Primermix in dem in Tabelle 11 aufgeführten Reaktionsansatz von 12 μl verwendet.

Tabelle 11: Jeweiliger Reaktionsansatz für die in den Tabellen 8 bis 10 aufgeführten Multiplex-PCR-Reaktionen Nr. 1 bis Nr.3.

Ingredienzien	Volumen im Gesamtansatz
QIAGEN® Multiplex PCR Kit	6,0 µl
10x Primermix	1,2 µl
DNA-Template (Konz: 10 ng/µl)	1,2 µl
H ₂ O für Molekularbiologie	3,6 µl
Gesamtvolumen	12,0 µl

Der jeweilige Reaktionsansatz wurde mit dem in Tabelle 12 aufgeführten PCR-Protokoll verwendet. Hierbei variierten zwischen den drei Multiplex-Ansätzen lediglich die Annealingtemperaturen.

Tabelle 12: Jeweiliges PCR-Protokoll für die Multiplex-PCR-Reaktionen.
 Multiplex-PCR Nr. 1: *OarAE129/HUJ616/OarFCB128*;
 Multiplex-PCR Nr. 2: *DYMS1/OarHH47/OarVH72*;
 Multiplex-PCR Nr. 3: *BM8125/OarCP34*.

Zyklus	Temperatur (°C)	Dauer in min	Anzahl der Zyklen
Initiale Denaturierung	95 °C	15	1
Denaturierung	94 °C	0,5	30
Annealing	Multiplex Nr.1: 60 °C Multiplex Nr.2: 58 °C Multiplex Nr.3: 55 °C	1,5	
Elongation	72 °C	1,0	
Finale Elongation	60 °C	30	1

3.5.5 Überprüfung der PCR-Bedingungen mit Hilfe eines Agarosegels

Um die optimalen PCR-Bedingungen zu überprüfen, wurden 5-7 µl PCR-Produkt mit 2 µl Ladepuffer [0,25 % (v/v) Bromphenolblau, 0,25 % (v/v) Xylencyanol FF, 30 % (v/v) Glycerol, 69,5 % (v/v) Wasser] versetzt und mit 5 µl des pUC Mix Marker 8 auf ein 2%iges (w/v) Agarosegel geladen, die Produkte anschließend in einer Elektrophorese aufgetrennt und in Ethidiumbromid gefärbt (Sambrook et al., 1989). Unter UV-Licht konnte das generelle Vorhandensein der einzelnen Produkte beurteilt werden. Da aber die einzelnen Fragmente der Multiplex-PCR erst ab einem Längenunterschied von etwa 30 bis

40 bp auf dem Agarosegel darstellbar sind (Henegariu et al., 1997), wurde die weitere Optimierung über die Gelelektrophorese auf dem *ABI PRISM® 377* DNA Sequencer kontrolliert.

3.5.6 Denaturierende Polyacrylamidgelelektrophorese mit dem DNA Sequencer

Die Bestimmung der Fragmentlängen der PCR-Produkte erfolgte durch eine lasergestützte Auswertung der Polyacrylamidgelelektrophorese (PAA-Gelelektrophorese) sowohl mit dem halbautomatischen Sequenziersystem *ALFexpress* (*Amersham Biosciences, Freiburg*) als auch dem *ABI PRISM® 377* DNA Sequencer (*Applied Biosystems, Darmstadt*).

Durch Auswahl verschiedener Filter, die nur bestimmte Wellenlängen passieren lassen, wurden am *ABI PRISM® 377* DNA Sequencer vier Farbstoffe (*VIC, 6-FAM, NED, ROX*) simultan detektiert und mit Hilfe der GeneScan Analysis Software ausgewertet. Im Gegensatz dazu detektierte der *ALFexpress* lediglich einen Farbstoff (Cy5). Die PAA-Gelelektrophorese am *ALFexpress* erfolgte wie von Weimann (2000) beschrieben. Im Folgenden wird daher ausschließlich die Elektrophorese am *ABI PRISM® 377* DNA Sequencer beschrieben.

Die PAA-Gelelektrophorese am *ABI PRISM® 377* DNA Sequencer erfolgte in einem 0,2 mm dünnen, 4,5%igen (v/v) 29:1 Acrylamid/Bisacrylamid-Gel mit 6 M Harnstoff. Zum Ausschluss von Fremdfluoreszenzen wurden zur Reinigung der Glasplatten und Spacer ausschließlich auf Fremdfluoreszenzen getestetes, deionisiertes Wasser (*Aqua demin. und Aqua bidest.*) und das anionische Reinigungsmittel *ALCONOX®* (*Alconox Inc., New York, USA*) verwendet. Darüber hinaus wurden die Gelplatten nach der Reinigung ausschließlich mit *Kimwipes®*-Tüchern (*Kimberly-Clark, Roswell, USA*) getrocknet. Zur Entfernung von fluoreszierenden Fremdstoffen wurden die Platten zusätzlich regelmäßig mit einer 6 M NaOH-Lösung behandelt.

3.5.6.1 Gellösung und -herstellung

Zur Erstellung der Gellösung wurden 18 g Harnstoff in ein mit HPLC-Wasser gereinigtes Becherglas eingewogen, 7,5 ml Polyacrylamid (Acrylamid/Bisacrylamid 29:1), 23 ml HPLC-gereinigtes Wasser und 6 ml 10x TBE hinzugefügt und auf einem Magnetrührer gelöst, so dass das Endvolumen für eine Gelkammer ca. 50 ml betrug. Die Entgasung der Gellösung erfolgte in einer Saugflasche mit einem Membranfilter (Porengröße 0,2 µm) mit Hilfe einer Wasserstrahlpumpe. Nach der Entgasung wurden 20 µl TEMED und 300 µl 10%iges (w/v) Ammoniumpersulfat (APS) hinzu pipettiert, die Lösung geschwenkt und in ein Becherglas überführt. Anschließend wurde das Gel gegossen und ein Vorkamm gesetzt. Nach 30minütiger Polymerisierung des Gels wurde der Vorkamm gezogen,

Gelreste aus dem Kammbereich mit Hilfe der Kammrückseite entfernt und ein Haifischzahnkamm mit 36 bzw. 48 Taschen gesetzt. Darauf folgte eine Überprüfung auf Fremdfluoreszenzen (sog. „Plate check“), wonach die Pufferkammern und die Heizplatte angelegt, ca. 1400 ml 1x TBE-Puffer eingefüllt und der Vorlauf (3000 V, 60 mA, 200 W) gestartet werden konnte, um die optimale Elektrophoretetemperatur von 51 °C zu erreichen.

3.5.6.2 Probenansatz und -vorbereitung

Während des Vorlaufs wurden die Proben für die Elektrophorese vorbereitet, indem ein Mastermix erstellt wurde. Dieser setzte sich aus 99,5%igem Formamid, dem Größenstandard ROX 500 (*Applied Biosystems, Darmstadt*) und dem dazugehörigen Ladepuffer in einem Volumenverhältnis von 5:1:2 zusammen. Von diesem Mastermix wurden 2 µl je Probe in eine Thermowellplatte überführt und 1,5 µl PCR-Mix hinzu pipettiert.

Der PCR-Mix setzte sich im Falle von Einzel-PCR-Reaktionen je nach Kombinationsmöglichkeit aufgrund der verschiedenen Farbmarkierungen und Fragmentgrößen aus einer unterschiedlichen Anzahl PCR-Reaktionen zusammen. So konnten Fragmente mit gleicher Markierung, die sich aber um ca. 30 bp Länge unterschieden, in eine Spur geladen werden (Multiloadung). Darüber hinaus konnten die mit verschiedenen Farbstoffen (VIC, NED, 6-FAM) markierten PCR-Produkte ebenfalls in eine Spur geladen werden. Je nach Konzentration wurden zwischen 0,5 und 1,5 µl des PCR-Produkts zu dem PCR-Mix pipettiert und von diesem schließlich 1,5 µl zum Mastermix hinzugefügt. Im Falle der Multiplex-PCR wurden 0,5 bis 1 µl des Produkts zum Mastermix gegeben. Die optimalen Mengen der einzelnen PCR-Reaktionen wurden empirisch ermittelt.

Sobald das Gel seine optimale Temperatur von 51 °C erreicht hatte, wurden die Proben zunächst für zwei Minuten bei 90 °C auf einem Heizblock denaturiert und anschließend auf Eis gestellt. Danach wurden alle Taschen mit 1x TBE-Puffer gespült und 1,5 µl des Probenmixes in die Taschen pipettiert.

3.5.6.3 Gelelektrophorese

Nach zweistündiger Elektrophorese bei 3000 V, 60 mA, 200 Watt und einer Temperatur von 51 °C wurden die Ergebnisse mit dem Programm Genotyper® ausgewertet.

3.5.7 Standardisierung der Elektrophoreseergebnisse

Zur Standardisierung der Ergebnisse wurden fünf Standard-DNA-Proben (Gi2002,

Gi2003, Cardiff-1, -2 und -3) typisiert, um eine Verknüpfung mit weiteren Projekten zu gewährleisten. Zur Sicherstellung einer Vereinheitlichung der Ergebnisse der verschiedenen Typisierungen untereinander wurde zu jedem Lauf eine Standardprobe (Gi2002) mitgeladen, durch die alle Ergebnisse miteinander verknüpft und abgeglichen werden konnten.

3.6 Biometrische Methoden

3.6.1 Allelfrequenzen, F_{IS} -Indizes, Hardy-Weinberg-Gleichgewicht und PIC-Werte

Allelfrequenzen, F_{IS} -Indizes und Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (HWG) wurden mit dem Programm GENEPOP V3.1 geschätzt (Raymond und Rousset, 2001). Die Überprüfung des HWG erfolgte mit Hilfe der Markov Chain Monte Carlo Methode (1000 Wiederholungen) unter Anwendung eines Fishers Exakt-Tests (Guo und Thompson, 1992). Die geschätzten p-Werte wurden ab einem Wert $< 0,01$ als signifikant anerkannt.

Der PIC-Wert (Polymorphism information content) (Botstein et al., 1980) für jeden Mikrosatelliten wurde mit dem Programm CERVUS 2.0 (Marshall et al., 1998) berechnet.

3.6.2 Kopplungsungleichgewicht

Beim Test auf ein Genotypen-Kopplungsungleichgewicht wurde von der Nullhypothese ausgegangen, dass der Genotyp an einem Genort unabhängig vom Genotyp an den anderen Loci vererbt wird. Hierfür wurde ein Fishers Exakt-Test mittels Markov Chain Methode verwendet und die geschätzten p-Werte ab einem Wert $< 0,01$ als signifikant anerkannt. Der Test auf Kopplungsungleichgewichte wurde mit dem Programm GENEPOP V3.1 durchgeführt (Raymond und Rousset, 2001).

3.6.3 Ausreißer-Analyse

Eine Analyse auf unter adaptiver Selektion stehende Genorte, so genannte Ausreißer-Genorte, erfolgte mit dem Programm FDIST2 (Beaumont und Balding, 2004). Hierbei wird der $F_{ST}(W\&C)$ -Wert für jeden Genort über alle Rassen berechnet und anschließend eine so genannte „coalescent simulation“ durchgeführt, um einen Datensatz von F_{ST} zu erhalten, welcher der Verteilung der empirischen Daten sehr nahe kommt. Basierend auf dieser Simulation ist es möglich, 99 %-Konfidenzintervalle und p-Werte für jeden Genort zu berechnen, wobei Genorte mit ungewöhnlich hohen F_{ST} -Werten als unter adaptiver Selektion stehend angesehen werden. Es wurde sowohl das „stepwise mutation model“ (SMM) als auch das „infinite alleles model“ (IAM) angenommen und 20000 Loci simuliert.

3.6.4 Genetische Variabilität innerhalb der Populationen

Als Kennwert für die Variation innerhalb der Populationen wurde die mittlere Anzahl Allele (MNA) je Rasse berechnet und die erwartete und beobachtete Heterozygotie sowohl über alle Genorte als auch über alle Rassen hinweg ermittelt. Zur Berechnung wurden die Programme POPGENE (Yeh et al., 1997) und GENETIX (Belkhir et al., 2004) verwendet. Die Berechnung der gruppenweisen Parameter „allelic richness“, welche die auf unterschiedliche Stichprobengrößen korrigierte mittlere Anzahl Allele darstellt, und genetische Diversität (H_E) wurde mit dem Programm FSTAT (Goudet, 1995) durchgeführt. Hierbei wurden diejenigen Länder, in denen mehr als eine Rasse untersucht wurde, zu Gruppen zusammengefasst, um den geographischen Verlauf der Diversitätsparameter zu beurteilen.

3.6.5 Überprüfung des Vorliegens eines Flaschenhalses

Populationen, die kürzlich (vor einigen Dutzend Generationen) eine Reduktion ihrer effektiven Populationsgröße erfahren haben, zeigen eine damit in Zusammenhang stehende Reduktion der Zahl an Allelen und der genetischen Diversität (H_E). Da aber die Zahl an Allelen schneller abnimmt als die genetische Diversität, liegt in solchen Population die tatsächliche erwartete Heterozygotie (H_E) höher als die unter Annahme einer konstanten Populationsgröße simulierte H_E (Luikart et al., 1998). Das Programm BOTTLENECK (Cornuet und Luikart, 1996) simuliert für jede Population und jeden Genort die Verteilung der genetischen Diversität basierend auf der beobachteten Anzahl an Allelen unter der Annahme eines Mutation-Drift-Gleichgewichts. Hierbei wurden, wie von Cornuet und Luikart (1996) empfohlen, ein Zweiphasen-Mutationsmodell und der Wilcoxon-Test zur Feststellung eines Heterozygotenüberschusses angewendet.

3.6.6 Populationsstrukturen und genetische Variabilität zwischen den Populationen

3.6.6.1 F-Statistik

Die Parameter der F-Statistik nach Weir und Cockerham (1984) $F_{IS}(W\&C)$ und $F_{IT}(W\&C)$ bzw. nach Nei (1973b), wurden mit dem Programm FSTAT (Goudet, 1995) berechnet. Um eine Vergleichbarkeit mit möglichst vielen Studien zu erhalten, wurden darüber hinaus sowohl Neis G_{ST} - (Nei, 1973b) als auch Weir und Cockerhams (Weir und Cockerham, 1984) $F_{ST}(W\&C)$ -Werte berechnet. Da mehr als vier Genorte bzw. Populationen in die Berechnung eingingen, wurde sowohl ein Jackknifing als auch ein Bootstrapping (Felsenstein, 1985) über alle Genorte durchgeführt. Die Signifikanz der Werte wurde durch Randomisierung (100 Permutationen) überprüft. Zusätzlich wurde eine

Bonferronikorrektur durchgeführt (Rice, 1989).

3.6.6.2 Genfluss

Die Berechnung des Genflusses (gene flow) (Wright, 1931) erfolgte in Form der Anzahl an Migranten pro Generation (N_m). Seine Berechnung ist in das Programm GENETIX (Belkhir et al., 2004) implementiert.

3.6.6.3 Genetische Distanzen

Zur Schätzung der genetischen Distanzen wurde ein reines Drift-Modell angenommen, welches die Abwesenheit von Mutationen und keine konstante Populationsgröße voraussetzt. Zur Untersuchung der Korrelationen der einzelnen Distanzen wurden Cavalli-Sforzas Chord Distance D_C (Cavalli-Sforza und Edwards, 1967), Reynolds' D_R Distanz (Reynolds et al., 1983), Neis D_A (Nei et al., 1983) und Neis Standard Distanz (Nei, 1972) berechnet. Die Berechnung der Distanzen erfolgte mit dem Programm GENDIST aus dem Programmpaket PHYLIP (Felsenstein, 2004) und dem Programm POPULATIONS (Langella, 2002). Zur Überprüfung der Korrelationen zwischen den verschiedenen Distanzmatrizen wurde ein Mantel-Test modifiziert nach Manly (1991) mit dem Programm FSTAT (Goudet, 1995) durchgeführt. Die Streuung der Parameter für die genetischen Distanzen wurde mittels Bootstrapping (1000 Zufallsdatensätze) geschätzt (Felsenstein, 1985). Dieses erfolgte ebenfalls mit dem Programmpaket PHYLIP (SEQBOOT) und dem Programm POPULATIONS (Langella, 2002).

3.6.6.4 Phylogenetische Bäume

Mit den Programmen NEIGHBOR und CONSENSE aus dem Programmpaket PHYLIP (Felsenstein, 2004) wurde ein ungewurzelter Konsensus-Baum („unrooted tree“) nach der Neighbor-joining Methode (Saitou und Nei, 1987) erstellt. Dieser basiert auf einer durchschnittlichen Distanzmatrix von 1000 Bootstrap-Samples und gibt Auskunft über die Zuverlässigkeit der Anordnungen des Baumes. Zur graphischen Darstellung des Baumes wurde das Programm TreeView (Page, 1996) verwendet.

3.6.6.5 Neighbor-Net Methode

Mit der Neighbor-Net Methode (Bryant und Moulton, 2004) wurde auf Basis der genetischen Distanz nach Reynolds D_R ein phylogenetisches Netzwerk mit Hilfe des Programms SplitsTree (Huson, 1998) rekonstruiert. Die Methode beruht auf dem Neighbor-joining Algorithmus von Saitou und Nei (1987). Hierbei stellt jede Anordnung paralleler Linien eine Abspaltung von den anderen Gruppen dar (Huson, 1998).

3.6.6.6 Hauptkomponentenanalyse

Auf Basis aller Allelfrequenzen wurde eine Hauptkomponentenanalyse mit dem Programm SPSS V 10.0.7 durchgeführt und die erste und zweite Hauptkomponente in ein Streudiagramm gemäß Ammermann und Cavalli-Sforza (1984) gegeneinander aufgetragen.

3.6.6.7 Bayesian Model-based Clustering Analyse

Die Bayesian Model-based Clustering Analyse ist in das Programm STRUCTURE (Pritchard et al., 2000) implementiert. Zur Schätzung der wahrscheinlichsten Anzahl an Subpopulationen (K) wurden $K = 2$ bis 45 angenommen und die logarithmierten Wahrscheinlichkeiten ($\ln \Pr(X|K)$) gegen die Anzahl an Subpopulationen (Clustern) K in ein Streudiagramm aufgetragen. Zur detaillierten Analyse wurde der Ansatz von Parker et al. (2004) und Rosenberg et al. (2002) verfolgt und die Aufteilung der Rassen bei zwei bis fünf Subpopulationen dargestellt. Innerhalb des Programms wurde stets ein so genanntes „admixture model“ bzw. eine „burnin-period“ und eine „period of data collection“ von 500.000 gewählt. Zur Überprüfung der Wiederholbarkeit der Ergebnisse wurden vier Läufe unter gleichen Annahmen wie oben beschrieben durchgeführt. Hierbei wurden $K = 5$ Subpopulationen angenommen.

Zur graphischen Aufarbeitung der Ergebnisse des Programms STRUCTURE wurde das Programm DISTRUCT (Rosenberg, 2004) verwendet.

3.6.7 Zuordnung von Einzelindividuen zu ihrer Ursprungspopulation

Im Rahmen der Untersuchung wurden sowohl auf Allelfrequenzen als auch auf Distanzen (D_A , D_S , D_C) basierende Methoden verwendet. Zusätzlich wurde bei Verwendung der Allelfrequenzen das Bayes Theorem angewendet. Alle Methoden sind in dem Programm GENECLASS V 1.0.02 (Cornuet et al., 1999) verfügbar. Mit allen Populationen wurde sowohl eine direkte Zuordnung der Individuen durchgeführt als auch 10000 Individuen simuliert, auf deren Basis diejenigen Tiere als korrekt zugeordnet anerkannt wurden, die mit einer Wahrscheinlichkeit von 99 % ausschließlich zu ihrer Ursprungsrasse zugeordnet wurden. Hierbei wurde stets die „leave one out“-Prozedur verwendet.

3.6.8 Korrelation zwischen geographischer und genetischer Distanz

Zur Überprüfung der Korrelation zwischen der genetischen Distanz nach Reynolds (1983) und den geographischen Distanzen wurde ein Mantel-Test modifiziert nach Manly (1991), mit dem Programm FSTAT (Goudet, 1995) durchgeführt.

4 Ergebnisse

4.1 Typisierbarkeit der Mikrosatelliten

Von den zehn im Rahmen dieser Arbeit typisierten Mikrosatelliten erwiesen sich alle Marker außer *HUJ616* und *OarCP38* als zuverlässig und robust zu typisieren. *HUJ616* wies sowohl Ein- als auch Zwei-Basenpaarabstände auf, so dass Allele, die ungerade Fragmentlängen > 139 bp aufwiesen, durch Addition einer Base auf eine gerade Fragmentlänge gerundet wurden. *OarCP38* zeigte sich trotz Zusatz verschiedener Adjuvanzen und unterschiedlicher Templatemenngen als sehr unzuverlässig zu typisieren, so dass trotz guter DNA-Qualität des Templates für 34 Proben kein Ergebnis erhalten wurde.

Am Genort *OarAE129* konnte bei 42 Proben kein Amplifikationsprodukt erhalten werden, obwohl es sich hierbei größtenteils um Proben handelte, die in allen anderen PCR-Reaktionen problemlos amplifizierten. Darüber hinaus konnten in der Multiplex-PCR dieses Markers (*OarAE129/HUJ616/OarFCB128*) bei den gleichen Proben in der Gelelektrophorese zwar die Marker *HUJ616* und *OarFCB128*, nicht aber Marker *OarAE129* dargestellt werden.

Für die Marker *BM1329* und *OarCP38* konnte keine Multiplex-PCR etabliert werden.

4.2 Fehlende Typisierungsergebnisse

Über alle 31 Genorte und 57 Rassen konnten insgesamt 365 Typisierungen in 214 Tieren nicht ausgeführt werden. Dies entspricht einem Anteil von 0,7 %. Hierbei wiesen die Marker *ILSTS011* mit 57 und *OarAE129* mit 42 die meisten erfolglosen Typisierungen auf. Für die Marker *BM1824* und *MAF209* wurden alle Typisierungsergebnisse erhalten.

4.3 Genotypen der Standardproben

Die Genotypen der Standardproben sind auf der Internetseite des ECONOGENE-Projekts (<http://lasig.epfl.ch/projets/econogene/>) abrufbar.

4.4 Tests auf Gleichgewichte

4.4.1 Hardy-Weinberg-Gleichgewicht

In allen 57 Rassen wurden 31 Mikrosatelliten auf das Vorliegen des Hardy-Weinberg-Gleichgewichtes (HWG) getestet. 173 der 1767 durchgeführten Tests verwarfen die Nullhypothese des Vorliegens des HWG bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0,01$.

Wie aus Tabelle A im Anhang zu entnehmen ist, konnten insgesamt an 28 Genorten hoch signifikante Abweichungen ($p < 0,01$) vom HWG in mindestens einer Population festgestellt werden. Lediglich die drei Genorte *OarFCB193*, *MAF33* und *MCM140* wiesen in keiner Population Abweichungen auf, während die Marker *OarAE129* in 16, *SR-CRSP-5* in 33 und *MCM527* in 36 Populationen vom HWG abwichen. Aus diesem Grund wurden die drei Marker *OarAE129*, *SR-CRSP-5* und *MCM527* von den Analysen der Populationsstruktur (Neighbor-Joining Baum, Neighbor-Net, Hauptkomponentenanalyse und Bayesian Model-based Clustering Analyse) ausgenommen.

Mit Ausnahme der albanischen Rasse Ruda wichen alle anderen Rassen an mindestens einem Genort vom HWG ab. Besonders hervorzuheben sind hier die Rassen Orino, Sfakia, Ungarisches Tsigai, Polnisches Bergschaf (Gorska) und Pomorska, die in sechs Genorten abwichen und die Rasse Altamurana, die in sieben Genorten vom HWG abwich (Tabelle A Anhang).

4.4.2 Kopplungsgleichgewicht

Bei der Überprüfung des Kopplungsgleichgewichts wurde von der Nullhypothese ausgegangen, dass alle Genotypen eines Genortes unabhängig vom Genotyp der anderen Genorte sind. An 27 Genort-Kombinationen wurde die Nullhypothese zurückgewiesen und ein Kopplungsungleichgewicht festgestellt (Tabelle B Anhang).

4.5 Untersuchung auf unter Selektion stehende Genorte

Bei der Untersuchung auf unter Selektion stehende Genorte, so genannte Ausreißer-Genorte, mit Hilfe des Programms FDIST2 konnten für die drei Marker *OarFCB193*, *OarFCB304* und *HUJ616* F_{ST} -Werte oberhalb des 99 %-Quantils der simulierten Werte ermittelt werden (Abbildung 7). Die Marker *MAF65*, *MAF209*, *MCM140*, *OarJMP29*, *INRA63* und *OarFCB20* lagen mit ihrem F_{ST} -Wert unterhalb des simulierten 99 %-Quantils. Daher werden diese neun Marker als an unter adaptiver (*OarFCB193*, *OarFCB304* und *HUJ616*) oder balancierender (*MAF65*, *MAF209*, *MCM140*, *OarJMP29*, *INRA63* und *OarFCB20*) Selektion stehende Gene gekoppelt betrachtet.

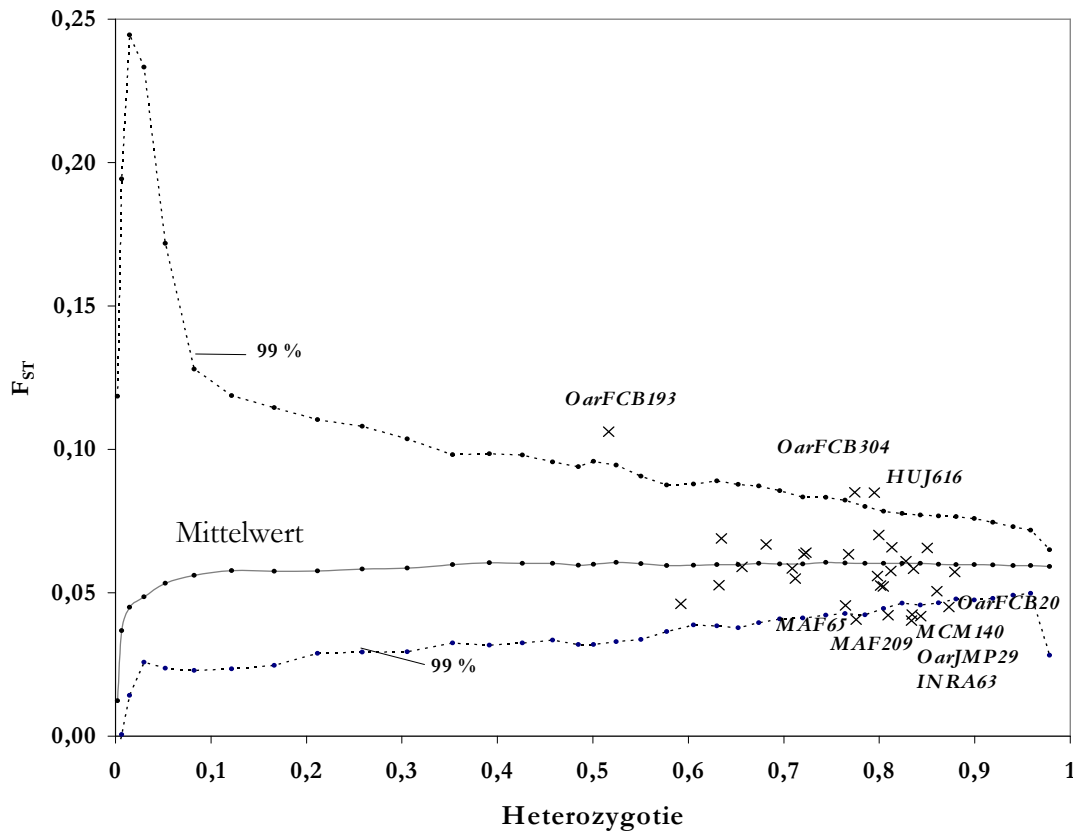


Abbildung 7: Streudiagramm beobachteter F_{ST} - und Heterozygotiewerte der 31 Mikrosatellitenmarker.

Die unterbrochenen Linien begrenzen das 99 %-Konfidenzintervall simulierter F_{ST} -Werte. Es sind alle Mikrosatellitenmarker (×) dargestellt, aber nur die Ausreißer-Genorte benannt.

4.6 Genetische Variabilität innerhalb der Rassen

An den 31 untersuchten Mikrosatellitenmarkern wurden insgesamt 564 Allele identifiziert, wobei sich alle Marker als polymorph erwiesen. Wie aus Tabelle 13 hervorgeht wurden über alle Marker je Rasse durchschnittlich zwischen 5,74 (Graue gehörnte Heidschnucke) und 9,26 (Rumänisches Tsigai) Allele identifiziert, wobei im Mittel 7,64 Allele dargestellt werden konnten. Die beobachtete Heterozygotie (H_O) betrug zwischen 0,58 (Altamura) und 0,75 (Ruda), wobei im Mittel Werte von 0,67 gefunden wurden (Tabelle 13). Die durchschnittliche erwartete Heterozygotie (H_E) unter Annahme des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts reichte von 0,63 (Exmoor Horn) bis 0,77 (Ruda) und betrug im Mittel 0,72. In allen Rassen außer der polnischen Rasse Kamieniec wich die beobachtete Heterozygotie von der erwarteten ab, so dass im Mittel zwischen H_E und H_O eine Differenz von $5\% \pm 0,3\%$ Standardfehler bestand, welche sich mittels t-Test als höchst signifikant ($p < 0,001$) darstellte. Diese Abweichungen der beobachteten von der erwarteten Heterozygotie drückten sich in zum Teil hoch signifikant von Null abweichenden F_{IS} -Werten der Rassen aus (Tabelle 13). Ausschließlich für die Rassen

Exmoor Horn, Kamieniec, Polnisches Merino und Ruda wurden keine signifikant von Null abweichenden $F_{IS}(W\&C)$ -Werte ermittelt. Die Rasse Altamurana wies mit 0,149 den höchsten, die Rasse Kamieniec mit 0,007 den niedrigsten $F_{IS}(W\&C)$ -Wert auf.

Wie in Tabelle 14 ersichtlich stellte sich Genort *MAF214* mit 41 Allelen als polymorphster Marker dar, während sich *SR-CRSP-5* mit sechs Allelen als am wenigsten polymorph zeigte. Durchschnittlich wurden je Genort 18,2 Allele identifiziert. Der PIC-Wert (Polymorphism Information Content) reichte von 0,498 (*OarFCB193*) bis 0,869 (*MAF70*) und betrug im Mittel 0,738 (Tabelle C Anhang).

Die Allelfrequenzen der in diese Arbeit eingegangenen Mikrosatellitenmarker werden auf der Webseite des ECONOGENE Projekts unter <http://lasig.epfl.ch/projets/econogene/> veröffentlicht.

4.6.1 Private Allele

In 37 Rassen konnten an 24 Genorten insgesamt 65 private Allele (rassespezifische Allele) identifiziert werden (Tabelle 13). Von diesen 65 privaten Allelen zeigten jedoch nur die Allele *MAF214*²³¹ in der Rasse Ossimi und *MAF33*¹⁴⁵ in der Rasse Altamurana Allelfrequenzen von genau 5 %. Alle anderen Frequenzen der privaten Allele betrugen zwischen 2 und 3 %. Hervorzuheben ist Marker *MAF214*, bei dem zwölf private Allele in neun Rassen identifiziert wurden. Keine privaten Allele wiesen die Marker *DYMS1*, *HUJ616*, *OarVH72*, *OarFCB304*, *SR-CRSP-5*, *SR-CRSP-1* und *MCM527* auf. Die Rasse Orino besaß die meisten rassespezifischen Allele (6), während die Rassen Segureña, Pomorska, Ossimi, Najdi, Spanisches Merino, Colmenareña und Bergamasca drei und die Rassen Ungarisches Merino, Turcana, Shkodrane, Sfakia, Scottish Blackface, Laticauda, Delle Langhe, Daglıç und Altamurana zwei rassespezifische Allele aufwiesen.

ERGEBNISSE

Tabelle 13: Durchschnittliche Anzahl Allele je Rasse (MNA), beobachtete (H_O) und erwartete (H_E) Heterozygotie, $F_{IS}(W\&C)$ -Werte mit Signifikanzen (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$) und Anzahl privater Allele (n_{privat}).

Rasse	MNA	H_O	H_E	F_{IS}		n_{privat}
Akkaraman	6,42	0,65	0,69	0,061	**	0
Altamurana	6,39	0,58	0,68	0,149	***	2
Anogeiano	8,29	0,69	0,73	0,065	***	1
Bardhoka	8,58	0,71	0,76	0,065	***	0
Bergamasca	7,23	0,68	0,72	0,057	***	3
Br. u. W. Bergschaf	7,00	0,64	0,69	0,071	***	1
Churra	8,35	0,68	0,75	0,094	***	1
Cikta	6,74	0,66	0,69	0,040	**	1
Colmenareña	7,48	0,61	0,69	0,117	***	3
Dagliç	8,74	0,70	0,76	0,085	***	2
Delle Langhe	6,03	0,60	0,65	0,085	***	2
Exmoor Horn	6,00	0,62	0,63	0,024		0
Gentile di Puglia	7,87	0,71	0,75	0,045	**	1
Gr. geh. Heidschnucke	5,74	0,60	0,64	0,063	***	0
Heri	8,26	0,67	0,75	0,103	***	1
Kalarritiko	8,23	0,67	0,75	0,112	***	1
Kamieniec	7,58	0,73	0,73	0,007		1
Karagouniko	8,77	0,70	0,75	0,065	***	1
Karakul	7,39	0,66	0,71	0,073	***	1
Karayaka	8,52	0,70	0,74	0,054	***	0
Kefallinias	8,13	0,71	0,73	0,031	*	0
Kymi	8,26	0,66	0,75	0,126	***	1
Laticauda	7,39	0,70	0,73	0,038	**	2
Lesvos	8,06	0,71	0,75	0,045	**	1
Manchega	7,71	0,67	0,72	0,068	***	1
Merinolandschaf	7,03	0,67	0,72	0,076	***	0
Morkaraman	8,39	0,67	0,72	0,081	***	1
Naemi	9,10	0,65	0,74	0,124	***	0
Najdi	8,61	0,70	0,76	0,085	***	0
Orino	8,94	0,67	0,75	0,103	***	6
Ossimi	8,39	0,70	0,74	0,054	***	3
Pilioritiko	7,97	0,65	0,73	0,109	***	0
Poln. Bergschaf (Gorska)	8,42	0,70	0,75	0,066	***	0

Fortsetzung Tabelle 13:

Rasse	MNA	H _O	H _E	F _{IS}	n _{privat}
Poln. Merino	6,58	0,68	0,70	0,027	0
Pomorska	7,65	0,65	0,74	0,125 ***	3
Racka	6,84	0,66	0,72	0,082 ***	1
Rhönschaf	6,10	0,60	0,69	0,122 ***	0
Rubio del Molar	6,84	0,66	0,69	0,045 **	0
Ruda	8,84	0,75	0,77	0,022	1
Rum. Merino	7,97	0,70	0,74	0,059 ***	0
Rum. Tsigai	9,26	0,70	0,76	0,083 ***	1
Scottish Blackface	6,90	0,67	0,69	0,031 *	2
Segureña	8,74	0,69	0,74	0,069 ***	3
Sfakia	7,87	0,66	0,72	0,077 ***	2
Shkodrane	8,19	0,71	0,74	0,037 *	2
Skopelos	6,23	0,62	0,68	0,088 ***	0
Span. Merino I	8,26	0,67	0,73	0,083 ***	3
Span. Merino II	7,68	0,69	0,73	0,061 ***	0
Swaledale	6,35	0,63	0,68	0,070 ***	1
Thône et Martod	7,16	0,67	0,70	0,047 **	0
Turcana	8,48	0,70	0,75	0,072 ***	2
Ung. Merino	7,52	0,69	0,74	0,066 ***	2
Ung. Tsigai	7,77	0,68	0,74	0,076 ***	0
Welsh Mountain	8,55	0,68	0,73	0,071 ***	0
Wrzosowka	6,84	0,67	0,72	0,078 ***	0
Zelazna	6,16	0,65	0,70	0,072 ***	1
Zypr. Fettschwanzschaf	6,87	0,63	0,66	0,056 ***	0
Mittel	7,64	0,67	0,72	0,071 ***	1

4.6.2 Geographische Verteilung der genetischen Diversität

Bei Betrachtung der geographischen Verteilung der genetischen Diversität, ausgedrückt in Form der erwarteten Heterozygotie, nach Zusammenfassung aller Rassen eines Landes, fällt ein Anstieg von Nordwest nach Südost auf. Gleiches gilt für die korrigierte mittlere Anzahl Allele je Rasse („allelic richness“), welche ebenfalls ein Maß für Diversität darstellt (Abbildung 8). Es lässt sich somit ein geographisch gekoppelter Diversitätsgradient feststellen. Es konnte jedoch keine signifikante Korrelation zwischen der genetischen Distanz nach Reynolds D_R und der geographischen Distanz festgestellt werden ($p = 0,078$; $r = 0,140$).

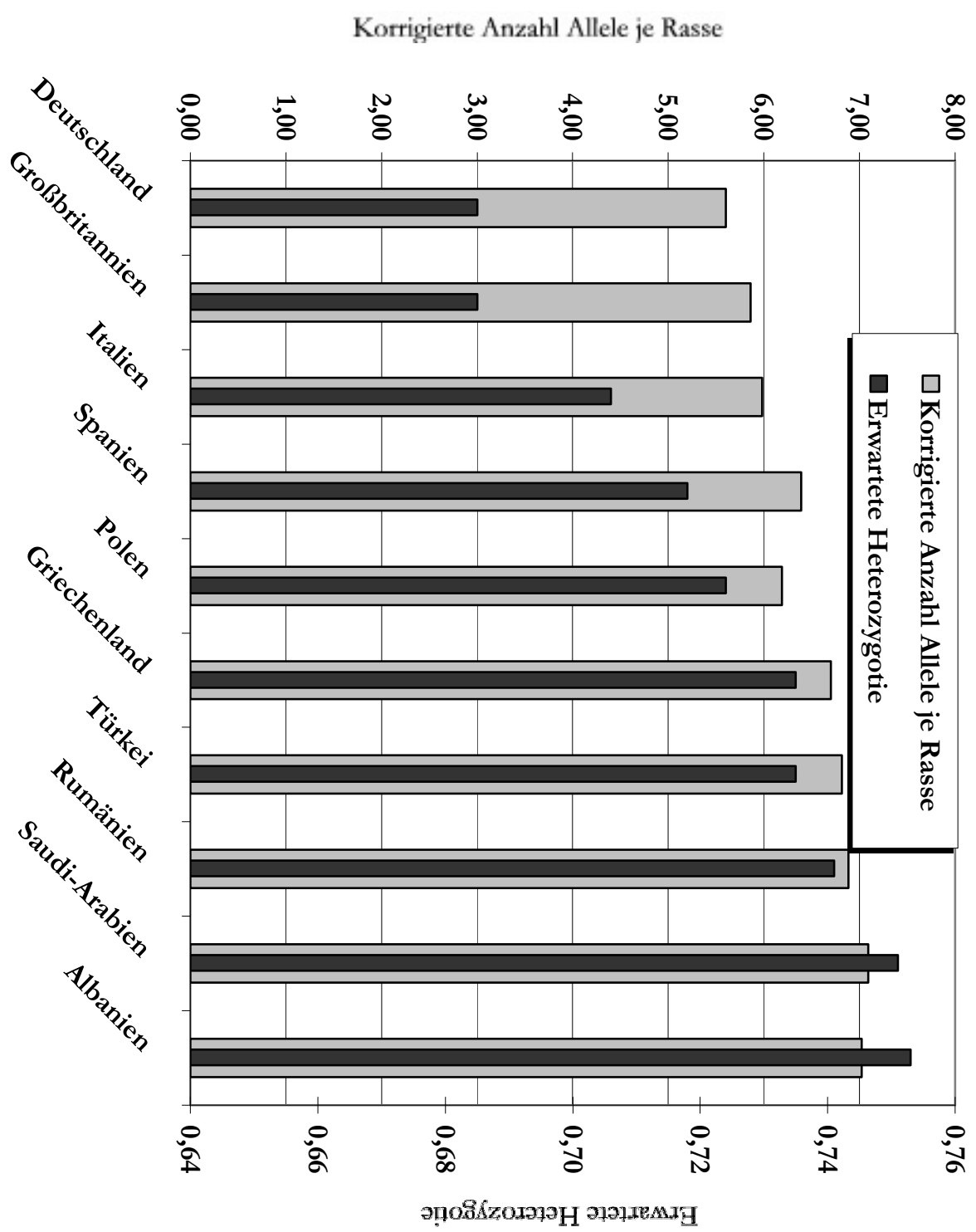


Abbildung 8: Verteilung der genetischen Diversität (H_E) und der korrigierten mittleren Anzahl Allele je Rasse („allelic richness“) nach Zusammenfassung der Rassen eines Landes.

4.6.3 F-Statistik

Im Mittel zeigte sich ein höchst signifikantes Heterozygotendefizit ($p < 0,001$) gemessen als $F_{IS}(W\&C)$ -Wert von 0,071 über alle Rassen und Genorte, welches über die gesamte Population $F_{IT}(W\&C)$ 0,124 ($p < 0,001$) betrug (Tabelle 14). Der $F_{IS}(W\&C)$ -Wert reichte von -0,033 im Marker *SR-CRSP-9* bis 0,405 (*SR-CRSP-5*), während der $F_{IT}(W\&C)$ -Wert zwischen 0,035 (*OarFCB20*) und 0,429 (*SR-CRSP-5*) betrug.

Bis auf die Marker *MCM140*, *OarFCB20* und *SR-CRSP-9*, welche negative $F_{IS}(W\&C)$ -Werte von -0,007 ($p < 0,001$), -0,017 ($p < 0,05$) bzw. -0,033 aufwiesen und somit einen Heterozygotenüberschuss anzeigen, trugen in Übereinstimmung mit dem HWG alle Marker zu diesem Defizit bei. Einen besonders hohen Beitrag leisteten die Marker *MCM527*, *OarAE129* und *SR-CRSP-5* mit höchst signifikanten ($p < 0,001$) $F_{IS}(W\&C)$ -Werten von über 0,200.

4.7 Genetische Differenzierung zwischen den Rassen

Die genetische Differenzierung zwischen den Rassen, gemessen anhand der $F_{ST}(W\&C)$ -Werte, betrug im Mittel 0,057 ($p < 0,001$), wobei alle Marker höchst signifikant ($p < 0,001$) zu diesem Wert beitrugen (Tabelle 14). Die Werte reichten von 0,039 (*SR-CRSP-5*) bis 0,127 (*OarFCB193*).

Wie aus Tabelle 15 zu entnehmen ist, ergab sich über alle 31 Genorte gemittelt eine genetische Diversität H_T nach Nei von 0,765, welche sich aus einer Diversität innerhalb der Rassen (H_S) von 0,722 und einer Diversität zwischen den Rassen (D_{ST}) von 0,043 zusammensetzt. Der Anteil der Diversität zwischen den Rassen im Bezug auf die Diversität der gesamten Population, der sog. G_{ST} -Wert, betrug insgesamt 0,056 und deckte sich somit in etwa mit dem $F_{ST}(W\&C)$ -Wert.

Tabelle 14: Anzahl Allele (n_a), F-Statistik nach Weir und Cockerham (1984) ($F_{IS}(W\&C)$, $F_{IT}(W\&C)$ und $F_{ST}(W\&C)$) und deren Signifikanz je Locus über alle Rassen gemittelt.

Locus	n_a	$F_{IS}(W\&C)$	$F_{IT}(W\&C)$	$F_{ST}(W\&C)$
<i>BM1329</i>	14	0,103 ***	0,163 ***	0,067 ***
<i>BM1824</i>	8	0,034 *	0,081 ***	0,048 ***
<i>BM8125</i>	12	0,062 ***	0,115 ***	0,057 ***
<i>DYMS1</i>	24	0,067 ***	0,113 ***	0,050 ***
<i>HUJ616</i>	26	0,035 ***	0,116 ***	0,084 ***
<i>ILSTS005</i>	14	0,001 ***	0,068 ***	0,067 ***
<i>ILSTS011</i>	24	0,025 *	0,091 ***	0,067 ***
<i>ILSTS28</i>	17	0,016	0,087 ***	0,072 ***
<i>INRA63</i>	27	0,001	0,049 ***	0,047 ***
<i>MAF209</i>	16	0,105 ***	0,142 ***	0,041 ***
<i>MAF214</i>	41	0,097 ***	0,189 ***	0,101 ***
<i>MAF33</i>	15	0,010	0,084 ***	0,075 ***
<i>MAF65</i>	17	0,039 **	0,085 ***	0,048 ***
<i>MAF70</i>	26	0,042 ***	0,101 ***	0,061 ***
<i>MCM140</i>	17	-0,007 ***	0,036 ***	0,042 ***
<i>MCM527</i>	13	0,336 ***	0,371 ***	0,053 ***
<i>OarAE129</i>	14	0,283 ***	0,328 ***	0,063 ***
<i>OarCP34</i>	14	0,006	0,068 ***	0,062 ***
<i>OarCP38</i>	14	0,065 ***	0,117 ***	0,055 ***
<i>OarFCB128</i>	14	0,128 ***	0,177 ***	0,057 ***
<i>OarFCB193</i>	23	0,028	0,151 ***	0,127 ***
<i>OarFCB20</i>	20	-0,017 *	0,035 ***	0,052 ***
<i>OarFCB226</i>	18	0,029 ***	0,085 ***	0,057 ***
<i>OarFCB304</i>	24	0,078 ***	0,158 ***	0,087 ***
<i>OarHH47</i>	20	0,133 ***	0,191 ***	0,066 ***
<i>OarJMP29</i>	27	0,034 **	0,082 ***	0,050 ***
<i>OarJMP58</i>	22	0,037 ***	0,098 ***	0,063 ***
<i>OarVH72</i>	10	0,039 **	0,105 ***	0,069 ***
<i>SR-CRSP-1</i>	13	0,024	0,085 ***	0,062 ***
<i>SR-CRSP-5</i>	6	0,405 ***	0,429 ***	0,039 ***
<i>SR-CRSP-9</i>	14	-0,033	0,051 ***	0,082 ***
Mittel	18,2	0,071 ***	0,124 ***	0,057 ***

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Tabelle 15: Genetische Diversitätsparameter H_O , H_S , D_{ST} , H_T und G_{ST} nach Nei (1973b) je Locus über alle Populationen gemittelt.

Locus	H_O	H_S	D_{ST}	H_T	G_{ST}
<i>BM1329</i>	0,573	0,637	0,044	0,681	0,064
<i>BM1824</i>	0,707	0,730	0,034	0,764	0,044
<i>BM8125</i>	0,636	0,674	0,037	0,711	0,053
<i>DYMS1</i>	0,762	0,818	0,041	0,859	0,049
<i>HUJ616</i>	0,702	0,728	0,066	0,794	0,083
<i>ILSTS005</i>	0,641	0,668	0,040	0,708	0,057
<i>ILSTS011</i>	0,701	0,719	0,048	0,767	0,062
<i>ILSTS28</i>	0,784	0,795	0,054	0,849	0,064
<i>INRA63</i>	0,806	0,808	0,035	0,843	0,041
<i>MAF209</i>	0,699	0,777	0,032	0,809	0,040
<i>MAF214</i>	0,642	0,677	0,045	0,722	0,062
<i>MAF33</i>	0,736	0,744	0,054	0,798	0,069
<i>MAF65</i>	0,722	0,745	0,030	0,775	0,039
<i>MAF70</i>	0,797	0,829	0,049	0,878	0,056
<i>MCM140</i>	0,775	0,800	0,033	0,833	0,039
<i>MCM527</i>	0,526	0,791	0,044	0,835	0,052
<i>OarAE129</i>	0,442	0,621	0,035	0,656	0,054
<i>OarCP34</i>	0,757	0,760	0,041	0,801	0,051
<i>OarCP38</i>	0,533	0,600	0,032	0,632	0,050
<i>OarFCB128</i>	0,670	0,767	0,044	0,811	0,055
<i>OarFCB193</i>	0,452	0,462	0,054	0,516	0,104
<i>OarFCB20</i>	0,818	0,834	0,038	0,872	0,044
<i>OarFCB226</i>	0,743	0,762	0,041	0,803	0,051
<i>OarFCB304</i>	0,657	0,709	0,064	0,773	0,083
<i>OarHH47</i>	0,689	0,779	0,048	0,827	0,058
<i>OarJMP29</i>	0,777	0,799	0,035	0,834	0,041
<i>OarJMP58</i>	0,703	0,755	0,043	0,798	0,054
<i>OarVH72</i>	0,731	0,760	0,052	0,812	0,064
<i>SR-CRSP-1</i>	0,660	0,676	0,044	0,720	0,062
<i>SR-CRSP-5</i>	0,337	0,569	0,023	0,592	0,039
<i>SR-CRSP-9</i>	0,608	0,591	0,043	0,634	0,068
Mittel	0,670	0,722	0,043	0,765	0,056

4.7.1 Genfluss

Die N_m -Werte (Anzahl Migranten pro Generation) für alle Populationskombinationen sind im Anhang aufgeführt (Tabelle D). Für keine der Populationskombinationen konnte ein N_m -Wert kleiner eins geschätzt werden, was darauf hinweist, dass die genetische Differenzierung aufgrund von Drift eher gering ist. Wie in Tabelle 16, welche alle Rassekombinationen aufführt, deren N_m -Werte über 10 liegen, zu erkennen ist, besteht der höchste N_m -Wert zwischen den zwei Spanischen Merino-Populationen (MRS und REF) mit 125.

Bei Betrachtung von Tabelle 16 fällt auf, dass vorwiegend die Rassen Südosteuropas, d. h. Albaniens, Griechenlands, Rumäniens und der Türkei bzw. Saudi-Arabiens einen hohen Genfluss innerhalb eines Landes, aber auch grenzenübergreifend aufzeigen. Einzige Ausnahme sind hier die Rassen Spanisches Merino (MRS) und Segureña (SGR). Ein hoher Genfluss besteht darüber hinaus vor allem zwischen der griechischen Rasse Orino und den Rassen Shkodrane (SHK), Karagouniko (KAG), Lesvos (LES), Kefallinias (KEF), Sfakia (SFA), Rumänisches Tsigai (RTS), Turcana (TUR) und Daglıç (DAG).

Tabelle 16: N_m -Werte aller Rassekombinationen mit N_m -Wert >10.

Erläuterungen zu den Abkürzungen der Rassen in Tabelle 4.

		AL		GR				RU		SA	SP		TK		
		RUD	SHK	KAG	LES	KEF	SFA	RTS	TUR	NAJ	REF	SGR	DAG	KRY	MOR
AL	BAR	21	24	25											
	RUD		23	27											
	SHK			25											
GR	ANO						30								
	KAG				20				24						
	LES					20							29		
	ORI		28	37	20	20		22	33				21		
RU	RTS								40				21	22	
SA	HER									24					
	NAE														22
SP	MRS										125	26			

Herkunftsländer der Rassen: AL: Albanien, GR: Griechenland, RU: Rumänien, SA: Saudi-Arabien, SP: Spanien, TK: Türkei

4.7.2 Überprüfung des Vorliegens eines kürzlich durchlaufenen Flaschenhalses

Alle Populationen wurden mit Hilfe des Programms BOTTLENECK auf das kürzliche Durchlaufen eines Flaschenhalses („recent bottleneck“) untersucht, wobei die tatsächliche mit der theoretischen erwartenden Heterozygotie verglichen und eine eventuell vorhandene Abweichung der beiden Werte auf ihre Signifikanz hin untersucht wurde. Es wurde von der Nullhypothese ausgegangen, dass kein Unterschied zwischen der tatsächlichen und der theoretischen erwarteten Heterozygotie besteht. Hierbei zeigten lediglich die Rassen Rhönschaf und Wrzosowka einen signifikanten ($p < 0,05$) beobachteten Heterozygotenüberschuss mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,02 bzw. 0,007.

4.7.3 Genetische Distanzen

Zur Überprüfung der Korrelationen zwischen den verschiedenen Distanzmaßen D_R , D_A , D_C und D_S wurde zunächst ein Mantel-Test modifiziert nach Manly (1991) durchgeführt. Hierbei ergaben sich hoch signifikante Korrelationen zwischen allen vier Maßen, wobei Neis D_A Distanz und Cavalli-Sforzas D_C Distanz hoch signifikante ($p < 0,01$) Korrelationen von nahezu eins (0,999999) zeigten (Tabelle 17). Aufgrund der hoch signifikanten Korrelationen zwischen allen Maßen wurde für die Erstellung des phylogenetischen Baums und Netzwerks ausschließlich die Distanz nach Reynolds D_R berücksichtigt.

Tabelle 17: Korrelationen zwischen den Distanzmaßen D_C , D_A , D_S und D_R (obere Hälfte) und ihre Signifikanzen (** $p < 0,01$) (untere Hälfte).

	D_C	D_A	D_S	D_R
D_C		0,999999	0,962338	0,963660
D_A	**		0,962352	0,963660
D_S	**	**		0,980260
D_R	**	**	**	

Die genetischen Distanzen nach Reynolds D_R sind im Anhang in Tabelle D aufgeführt. Sie reichen von 0,019 zwischen den beiden Spanischen Merino Gruppen und 0,200 zwischen der Grauen gehörnten Heidschnucke und den italienischen Delle Langhe.

4.7.4 Neighbor-Joining Baum und Neighbor-Net

Zur graphischen Darstellung der genetischen Distanzen wurde ein ungewurzelter Baum („unrooted tree“) nach der Neighbor-joining Methode erstellt (Abbildung 9). Er basiert auf einer durchschnittlichen Distanzmatrix von 1000 simulierten Datensätzen und gibt Auskunft über die Zuverlässigkeit der Anordnungen des Baumes. Ungewurzelt bedeutet, dass dieser Baum keinerlei Aussage über phylogenetisch ältere oder jüngere Populationen trifft.

Bei Betrachtung des Neighbor-joining Baumes in Abbildung 9 wird deutlich, dass nur wenige Anordnungen Bootstrap-Werte $> 50\%$ aufweisen. Die Anordnung des Baumes kann somit als nicht sehr robust angesehen werden. Bootstrap-Werte $> 50\%$ weisen lediglich die Anordnungen der Ungarischen und Polnischen Merino (73 %), der polnischen Rassen Kamieniec und Pomorska (50 %), Scottish Blackface und Swaledale (52 %), Anogeiano und Sfakia (94 %), Heri und Najdi (94 %), Akkaraman und Morkaraman (57 %) und die Gruppierung der Fettschwanzschafrassen Karakul, Zyprisches Fettschwanzschaf, Akkaraman, Morkaraman, Ossimi, Heri, Najdi und Naemi (64 %) auf.

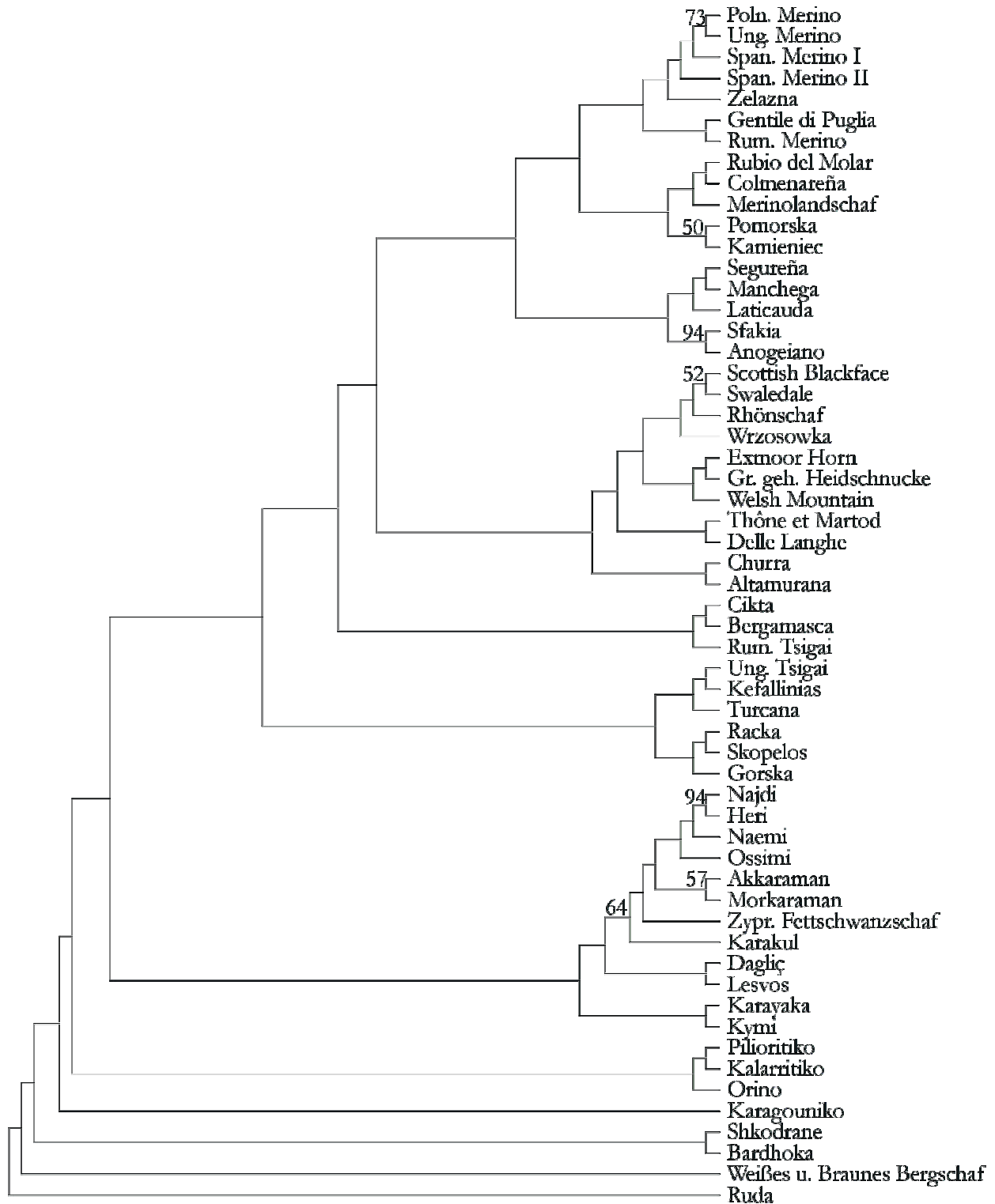


Abbildung 9: Ungewurzelter Konsensus-Baum rekonstruiert mit Reynolds Distanz D_R auf Basis von 28 Mikrosatelliten.

Der Baum basiert auf einer durchschnittlichen Distanzmatrix von 1000 Bootstrap-Samples (nur Bootstrap-Werte > 50 % abgebildet) und wurde unter Verwendung der Neighbor-joining Methode erstellt.

Des Weiteren wurde, ebenfalls auf Reynolds Distanz basierend, ein Neighbor-Net erstellt (Abbildung 10), in dem sich zwei große Gruppierungen erkennen lassen. Eine Gruppe besteht aus den westeuropäischen Schafrassen Großbritanniens, Deutschlands, Polens, Spaniens, Frankreichs und Ungarns, während sich die andere Gruppe aus den südosteuropäischen, türkischen, ägyptischen und saudi-arabischen Rassen zusammensetzt.

Diese zwei großen Gruppen unterteilen sich wiederum in Untergruppen. Das westeuropäische Cluster wird in eine Gruppe untergliedert, die aus den Rassen Wrzosowka (WRZ), Cikta (CIK), Bergamasca (BER), Braunes und Weißes Bergschaf (BBS) und Altamurana (ALT) besteht (Gruppe A). Eine zweite Gruppe (B) besteht aus den Rassen Rhönschaf (RHO), Swaledale (SDL), Scottish Blackface (SBF), Delle Langhe (LAN), Welsh Mountain (WMT), Exmoor Horn (EXH), Thône et Martod (THM) und Churro (CHU) (Gruppe B). Eine dritte westeuropäische Gruppe (C) bilden die polnischen Rassen Pomorska (POM), Kamieniec (KAM) und Zelazna (ZEL), das Merinolandschaf (DML) und die spanischen Rassen Rubio del Molar (RBM) und Colmenareña (CLM), während sich die vierte Gruppe (D) aus den beiden Entrefinorassen Manchega (MCG) und Segureña (SGR), den Merinorassen (GDP, RME, UME, PME, REF und MRS) und den italienischen Laticauda (LAT) zusammensetzt. Das auffälligste Cluster der südosteuropäischen Rassen wird durch die Fettschwanzschafrassen Najdi (NAJ), Heri (HER), Naemi (NAE), Ossimi (OSS), Akkaraman (AKK), Morkaraman (MOR), Zyprisches Fettschwanzschaf (FTS) und Karakul (KKL) gebildet (Gruppe E). Hiervon grenzen sich deutlich die Zackelschafrassen Griechenlands, Ungarns und Albaniens, die Ungarischen und Rumänischen Tsigaiä bzw. die türkischen Rassen Daglıç (DAG) und Karayaka (KRY) ab (Gruppe F und G). Auffällig ist des Weiteren, dass sich die Graue gehörnte Heidschnucke (GGH) mit den südosteuropäischen Rassen in Gruppe F gruppiert und eine große Distanz aufweist.

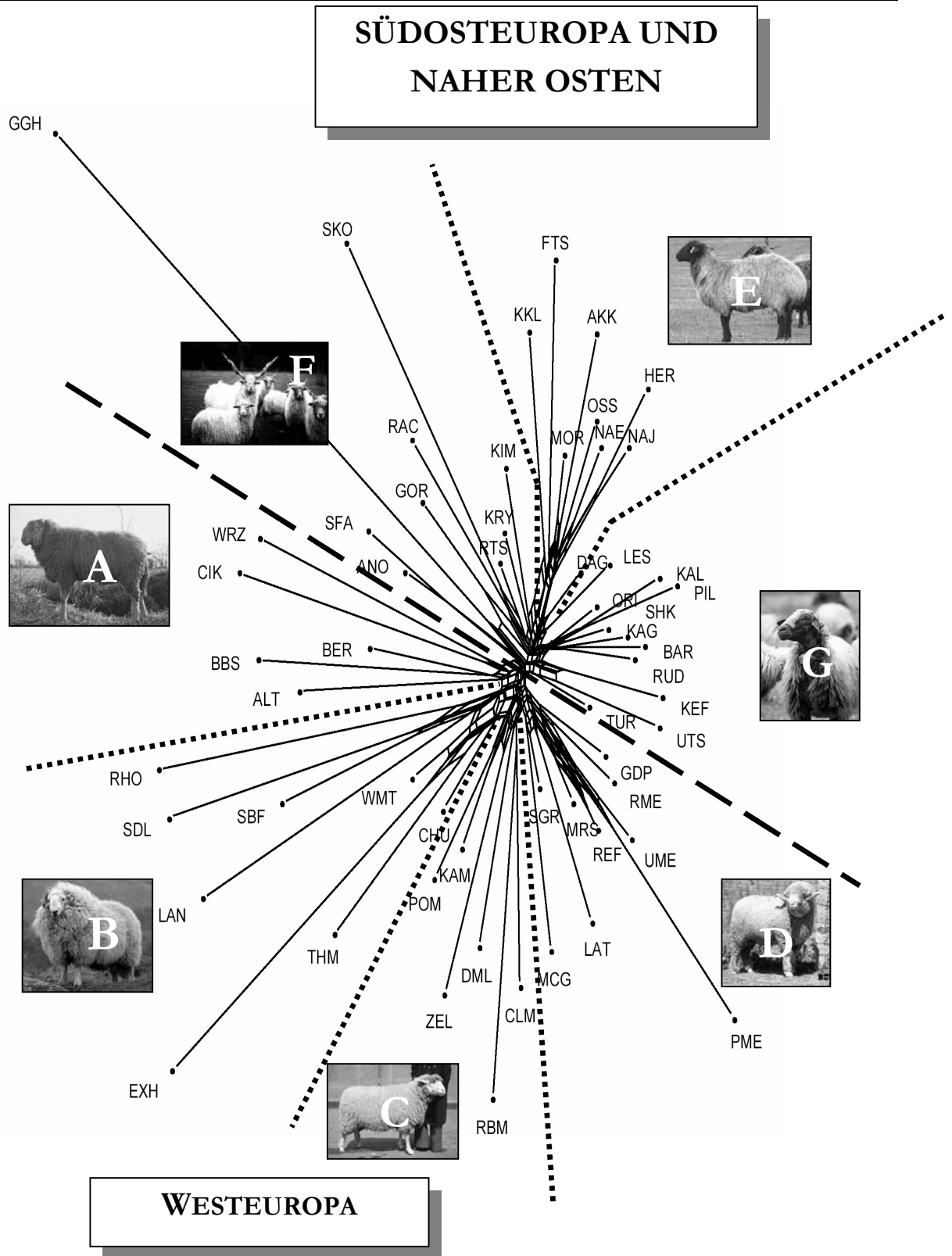


Abbildung 10: Neighbor-Net auf Basis von Reynolds Distanz D_R basierend auf 28 Mikrosatelliten.

Es zeigt sich eine deutliche Ost-West-Trennung (gestrichelte Linie) und eine weitere Unterteilung (gepunktete Linien) der west- und südosteuropäischen Rassen (einschließlich Naher Osten) in insgesamt sieben weitere Gruppen (A-G).

4.8 Populationsstrukturen

4.8.1 Hauptkomponentenanalyse

Die ersten beiden Hauptkomponenten auf Basis der Allelfrequenzen von 28 Mikrosatelliten (*OarAE129*, *SR-CRSP-5* und *MCM527* ausgenommen) erklären insgesamt 16,56 % der Gesamtvarianz, wobei auf die erste Komponente 9,39 % und auf die zweite Komponente 7,17 % entfallen.

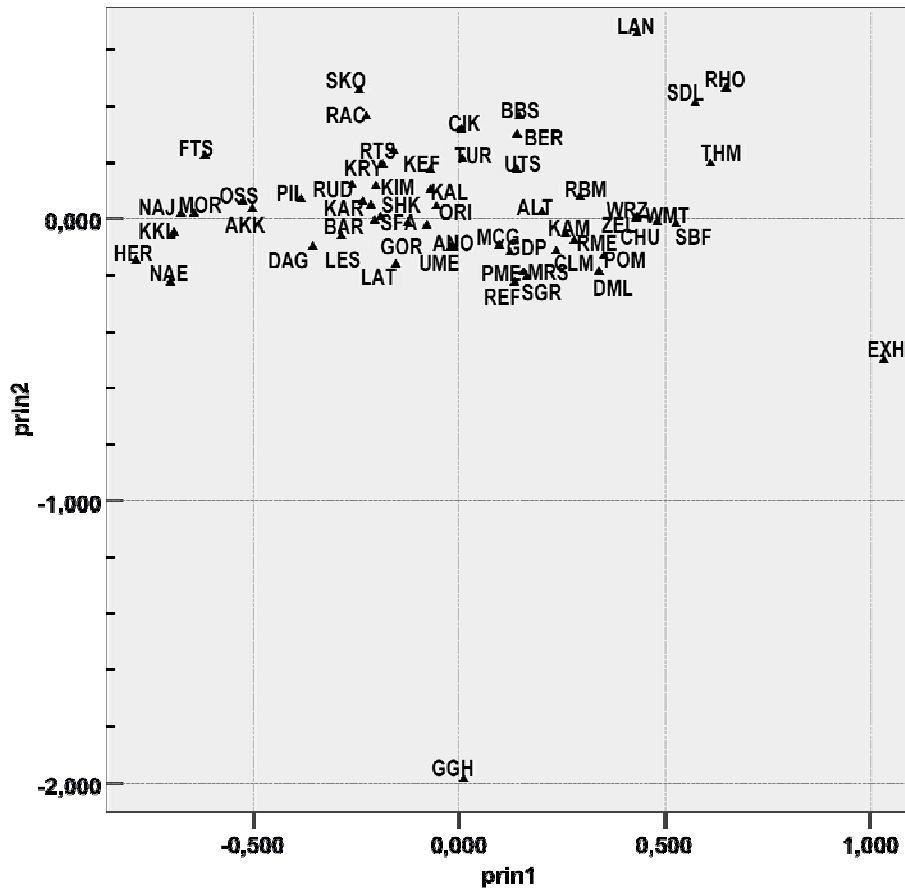


Abbildung 11: Streudiagramm der ersten beiden Hauptkomponenten der Allelfrequenzen von 28 Mikrosatellitenmarkern.
(prin1: erste Hauptkomponente, prin2: zweite Hauptkomponente).

Wie aus Abbildung 11 ersichtlich, lässt sich die Rasse Exmoor Horn (EXH) durch die erste Hauptkomponente deutlich von allen anderen Rassen separieren ($\text{prin1} > 1,0$). Weniger deutlich trennen sich die Rassen Swaledale (SDL), Rhönschaf (RHO), Scottish Blackface (SBF) und Thöne et Martod mit Werten zwischen 0,5 und 1,0 ab. Alle weiteren Rassen werden durch die erste Komponente in südosteuropäische Rassen (einschließlich der des Nahen Ostens) ($\text{prin1} < 0$) und in Rassen Westeuropas geteilt ($\text{prin1} > 0$). Des Weiteren zeigt die erste Hauptkomponente mit Werten von $< -0,5$ eine deutliche Gruppierung der Fettschwanzrassen (Zyprisches Fettschwanzschaf (FTS), Akkaraman

(AKK), Morkaraman (MOR), Naemi (NAE), Najdi (NAJ), Heri (HER), Ossimi (OSS) und rumänisches Karakul (KKL).

Die zweite Hauptkomponente separiert die Graue gehörnte Heidschnucke (GGH) von allen anderen Rassen mit Werten von $-2,0$. Eine weitere Unterteilung der anderen Rassen wird durch die zweite Hauptkomponente nicht ermöglicht. Allerdings separiert sich die Rasse Delle Langhe (LAN) mit Werten $> 0,6$ in der zweiten Hauptkomponente von der Gruppe der nordwesteuropäischen Rassen.

4.8.2 Bayesian Model-based Clustering Analyse

Bei der Bayesian Model-based Clustering Analyse entspricht die höchste logarithmierte Wahrscheinlichkeit ($\ln \Pr(X|K)$) der wahrscheinlichsten Anzahl an Subpopulationen. Im Rahmen dieser Arbeit konnte jedoch kein eindeutiges Ergebnis für die wahrscheinlichste Anzahl an Subpopulation erzielt werden, da $\ln \Pr(X|K)$ bis zu Werten von $K = 30$ ansteigt, von dort an plateauartig verläuft und ab 45 Clustern wieder sinkt (Abbildung 12).

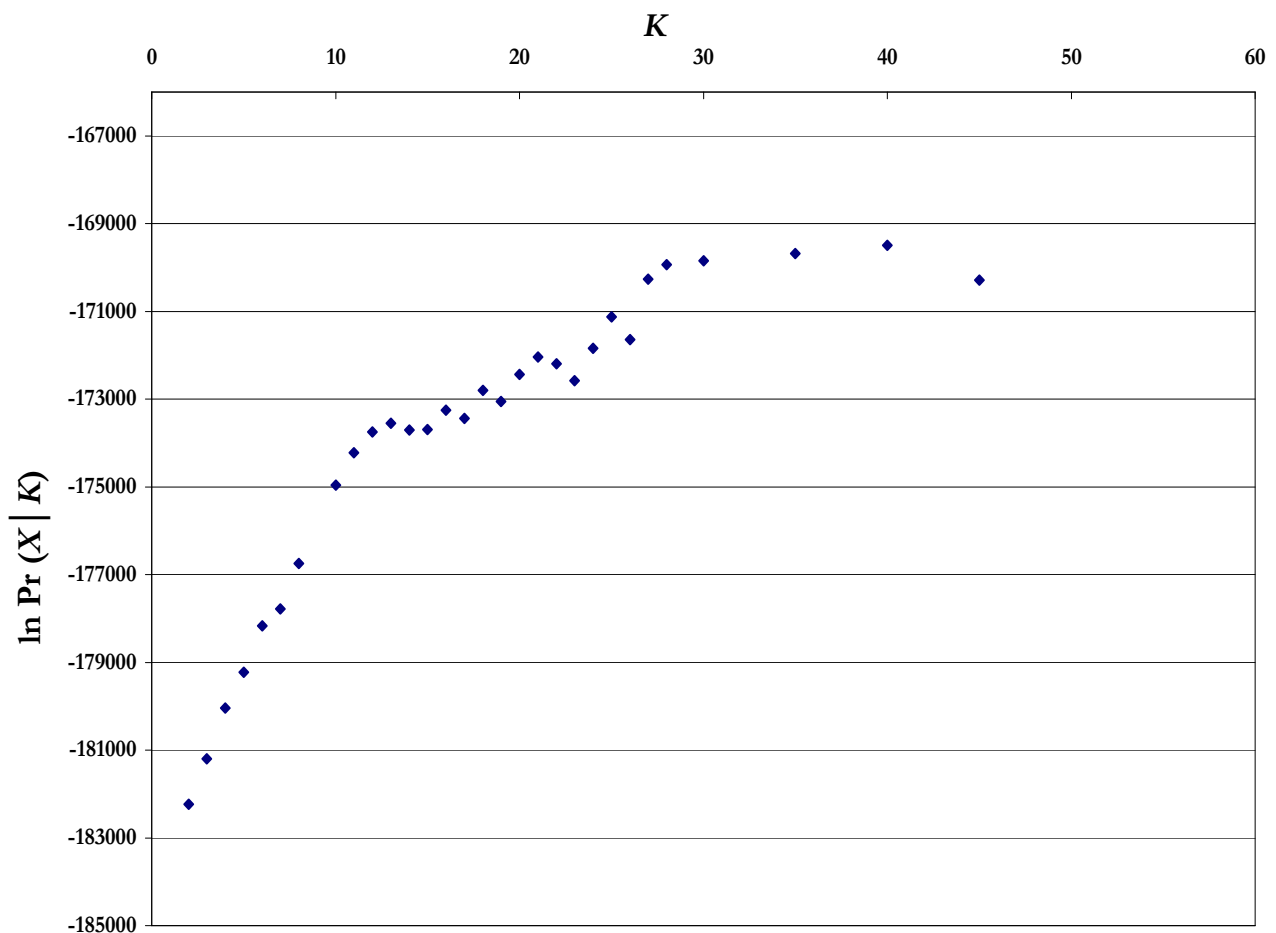


Abbildung 12: Logarithmierte Wahrscheinlichkeiten ($\ln \Pr(X|K)$) bei Annahme von $K = 1$ bis $K = 45$ Subpopulationen.
Bei $K = 30$ erreichen die Werte einen plateauartigen Verlauf und sinken bei $K = 45$ ab.

Wird die Gesamtpopulation in $K = 2$ Gruppen eingeteilt, so zeigt sich eine Ost-West-Trennung der Rassen (Abbildung 13). Die westliche Gruppe bilden hierbei die Rassen Großbritanniens, Deutschlands, Spaniens, Frankreichs, Ungarns, Polens und Portugals. Die südöstliche Gruppe setzt sich aus den Rassen des Balkans (Rumänien, Albanien, Griechenland, Zypern und Türkei), Saudi-Arabiens und Ägyptens zusammen. Dieser Gruppe sind jedoch auch mehrheitlich das Polnische Bergschaf (Gorska), die italienische Rasse Laticauda und das Braune und Weiße Bergschaf zuzuordnen. Die Rassen Bergamasca und Ungarisches Tsigai nehmen eine Zwischenposition ein und sind zu je circa 50 % einem Cluster zuzuordnen.

Bei Annahme von $K = 3$ Clustern (Abbildung E Anhang) lässt sich eine Substrukturierung der Rassen anhand des Phänotyps feststellen. So ist eine Separierung der Fettschwanzschafe von den Rassen des Zackel-, Ruda- und Tsigaiotyps und den Rassen Nordwest- und Westeuropas zu erkennen.

Erhöht man die Anzahl der Cluster auf $K = 4$, so separieren sich im nordwesteuropäischen Cluster die Merinorassen (Abbildung E Anhang).

Werden $K = 5$ Subpopulationen angenommen, so trennt sich das nordwesteuropäische Cluster in zwei Gruppen auf (Abbildung 14). Die einzelnen Gruppen bestehen demnach aus folgenden Rassen: Gruppe 1 setzt sich aus den Schafrassen des Zackel-, Ruda- und Tsigaiotyps Albaniens, Griechenlands, Ungarns, Polens und Rumäniens zusammen, Gruppe 2 umfasst alle Rassen des Merinotyps, aber auch die portugiesischen Churro und die polnischen Landschaftsrassen (Pomorska, Kamieniec und Zelazna). Die Rasse Cikta wurde in zwei der vier Läufe dem Merinotyp zugeordnet, in weiteren zwei Läufen aber auch der Gruppe 3. Diese setzt sich aus den Rassen der Alpenregionen Frankreichs (Thône et Martod), Italiens (Delle Langhe und Bergamasca) und Deutschlands (Braunes und Weißes Bergschaf) und den spanischen Churrorassen Rubio del Molar und Colmenareña zusammen. Die Rassen Braunes und Weißes Bergschaf und Bergamasca wurden allerdings in einem Lauf dem Zackelcluster zugeordnet, während die Rasse Colmenareña in einem Lauf keiner der Gruppen zugeteilt werden konnte. Die vierte Gruppe umfasst die deutsche Rasse Graue gehörnte Heidschnucke und die englischen Rassen Exmoor Horn, Swaledale und Scottish Blackface, während Gruppe 5 alle acht Fettschwanzschafsrassen der Untersuchung (Zyprisches Fettschwanzschaf, Ossimi, Karakul, Heri, Naemi, Najdi, Akkaraman und Morkaraman) beinhaltet. Die Rassen Laticauda, Daglıç, Ungarisches Tsigai, Segureña, Altamurana, Manchega und Welsh Mountain konnten keiner der Gruppen mehrheitlich zugeordnet werden, so dass sie unter dem Begriff „Mischpopulation“ zusammengefasst wurden.

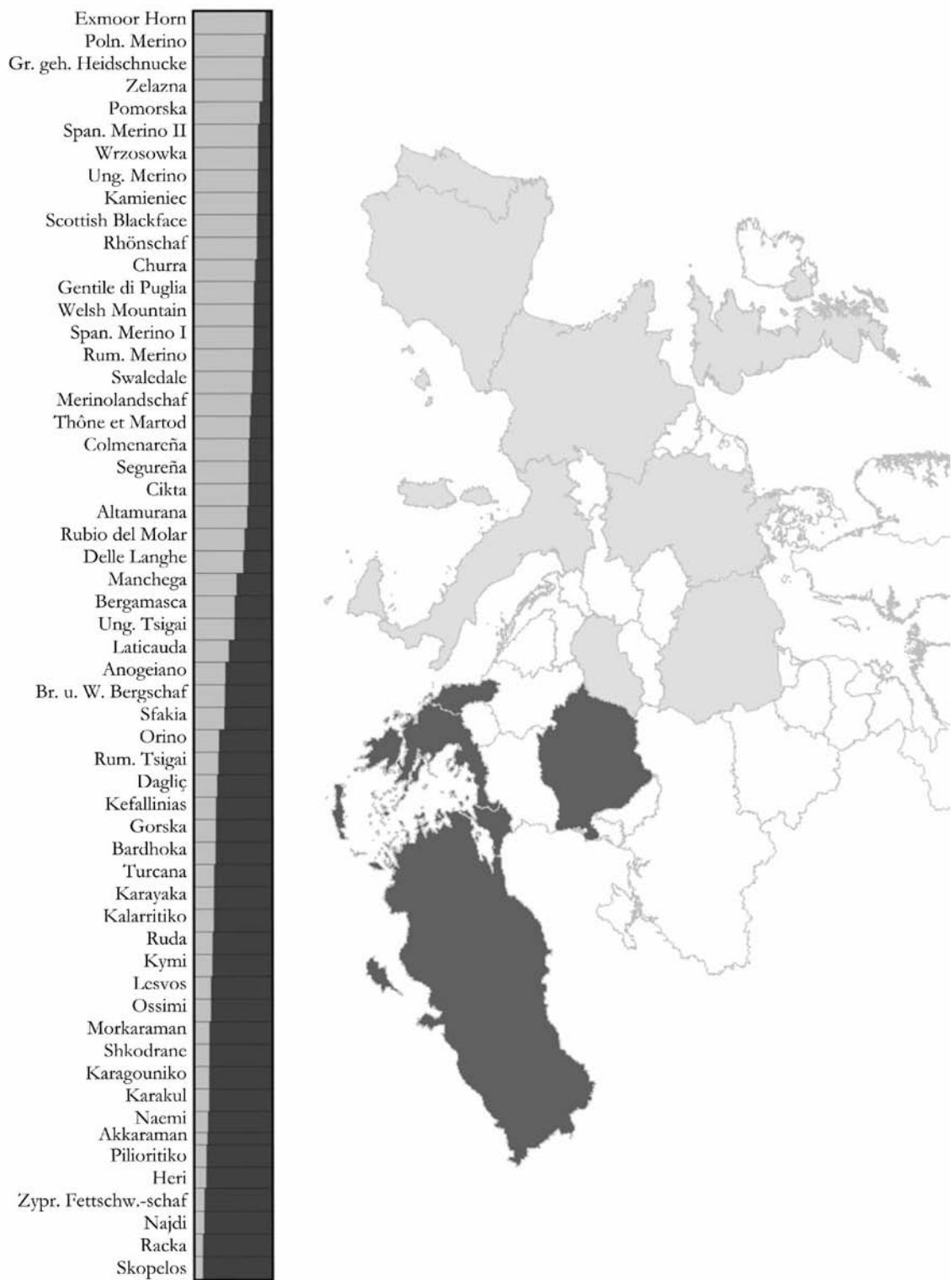
Ab einer Clusteranzahl $K > 5$ wurde ein nur geringer Anteil der Rassen zu über 40 %

einem Cluster zugeordnet und daher von einer weiteren Unterteilung abgesehen.

Zur Überprüfung der Wiederholbarkeit der Ergebnisse wurden beispielhaft vier unabhängige Läufe mit identischen Annahmen (500.000 Iterationen mit einer „Burnin-period“ von 500.000 und $K = 5$) durchgeführt (Tabelle 18). Während die Fettschwanzschafe, die Merinos und die Balkanrassen vom Zackel-, Ruda- bzw. Tsigaiotyp immer dem gleichen Cluster mit einem Anteil $> 50\%$ zugeordnet wurden, zeigten einige Rassen der Gruppe 3 und 4 eine alternierende Zuordnung. Sechs Rassen (Dagliç, Karayaka, Segureña, Manchega, Laticauda und Ungarisches Tsigai) konnten in keinem der Läufe mit mehr als 40 % Anteil einem Cluster zugeordnet werden.

Hervorzuheben ist hierbei jedoch, dass die Rassen Exmoor Horn und Scottish Blackface bzw. Swaledale in einigen Läufen der Gruppe 3 zugeordnet wurden. Die polnischen Wrzosowka konnten sowohl der Gruppe 2, als auch der Gruppe 3 und 4 zugeteilt werden. Die Rassen Altamurana und Welsh Mountain, konnten in zwei Läufen keiner der Gruppen zugeordnet werden und in den anderen zwei Läufen in die Gruppe 3 bzw. 4 eingeordnet werden. Es fällt also auf, dass viele Rassen der Gruppe 3 und 4 alternierend zugeordnet werden, während die Gruppen 1, 2 und 5 sehr stabil erscheinen.

Abbildung 13: Geographische Verteilung der Rassen bei Annahme von $K = 2$ Clustern.
Dunkelgrau entspricht dem südosteuropäischen und hellgrau dem nordwest- und westeuropäischen Cluster.



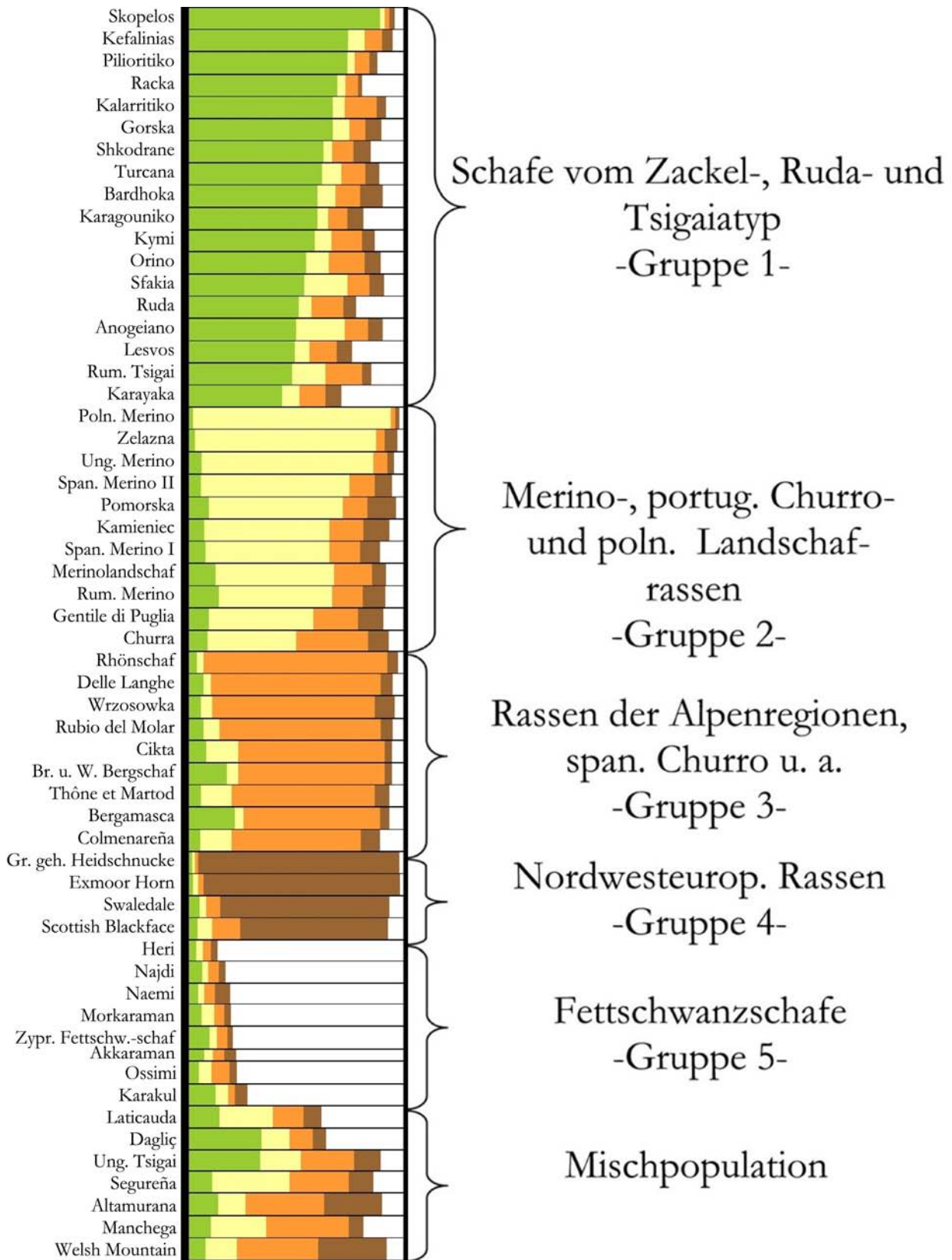


Abbildung 14: Graphische Darstellung der jeweiligen Subpopulationsanteile bei Annahme von $K = 5$ Subpopulationen.
Die Anteile sind beispielhaft an einem Lauf dargestellt. Die Rassen wurden nach der Größe ihres Subpopulationsanteils sortiert.

Tabelle 18: Zuordnung der Rassen bei Annahme von $K = 5$ Subpopulationen in vier unabhängigen Läufen.
Zuordnung erfolgte bei $> 50\%$ Anteil an einer Subpopulation.

Rasse	Laufnummer			
	1	2	3	4
Bardhoka				
Ruda				
Shkodrane				
Anogejano				
Kalarritiko				
Karagouniko				
Kefallinias				
Kymi				
Lesvos				
Orino				
Pilioritiko				
Sfakia				
Skopelos				
Poln. Bergschaf				
Racka				
Rum. Tsigai				
Turcana				
Merinolandschaf				
Ung. Merino				
Gentile di Puglia				
Kamieniec				
Poln. Merino				
Pomorska				
Zelazna				
Churro				
Rum. Merino				
Span. Merino I				
Span. Merino II				
Cikta				
Thône et Martod				
Rhönschaf				
Delle Langhe				
Rubio del Molar				
Colmenareña				
Br. und W. Bergschaf				
Bergamasca				
Gr. geh. Heidschnucke				
Exmoor Horn				
Scottish Blackface				
Swaledale				
Wrzosowka				
Zypr. Fettschwanzschaf				
Ossimi				
Karakul				
Heri				
Naemi				
Najdi				
Akkaraman				
Morkaraman				
Welsh Mountain				
Altamurana				
Laticauda				
Ung. Tsigai				
Manchega				
Segureña				
Dagliç				
Karayaka				

Gruppe 1 (Zackel-/Ruda-/Tsigaiotyp)

Gruppe 2 (Merinotyp)

Gruppe 3 (Rassen der Alpenregion)

Gruppe 4 (Nordwesteuropäischer Typ)

Gruppe 5 (Fettschwanzschafe)

Keine Zuordnung

4.9 Rassezuordnung von Einzeltieren zu ihrer Ursprungspopulation

Mit Hilfe der auf Allelfrequenzen (likelihood-based method) und auf genetischen Distanzen basierenden Methoden konnte sowohl unter Simulationsbedingungen (Tabelle 19) als auch bei direkter Zuordnung (Tabelle 20) ein unterschiedlicher Anteil an Individuen der richtigen Rasse zugeteilt werden. Es wurden unter Simulationsbedingungen nur diejenigen Individuen als korrekt zugeordnet gezählt, bei denen die Wahrscheinlichkeit der Zuordnung ausschließlich zur ursprünglichen Rasse höher als 99 % lag.

Mit der „likelihood-based method“, welche das Bayes Theorem anwendet, konnten unter Simulationsbedingungen anhand des Genotyps insgesamt 21 % aller Individuen der korrekten Rasse zugeordnet werden, während ohne Anwendung des Bayes Theorems nur 12 % zugeordnet wurden.

Die höchste Wahrscheinlichkeit der korrekten Zuordnung auf Basis der Distanzen erfolgte mit der Distanz D_A (15 %), gefolgt von Cavalli-Sforzas Chord Distanz D_C (12 %). Mit Neis Standard Distanz D_S konnte lediglich 1 % aller Individuen korrekt zugeordnet werden.

Auffallend ist, dass vor allem bei den nordeuropäischen Schafrassen Exmoor Horn, Scottish Blackface, Swaledale, Rhönschaf, Graue gehörnte Heidschnucke, Pomorska und Wrzosowka über 40 % (likelihood-based method, Bayes Theorem) der Individuen korrekt zugeordnet werden konnten, während auf Basis der gleichen Methode in einigen anderen Rassen (Akkaraman, Orino, Turcana) keines der Tiere korrekt zugeordnet werden konnte.

Betrachtet man die direkte Zuordnung der Individuen zu ihren Ursprungsrassen (Tabelle 20), so können zwischen 62 (D_S) und 74 % (likelihood-based method ohne Bayes Theorem) der Individuen ihrer korrekten Ursprungspopulation zugeordnet werden. Hierbei konnten mit Hilfe der likelihood-based method (ohne Bayes Theorem) in den Rassen Exmoor Horn, Swaledale, Graue gehörnte Heidschnucke, Rhönschaf, Polnisches Merino, Wrzosowka und Zelazna, aber auch in der griechischen Rasse Skopelos alle untersuchten Individuen korrekt zugeordnet werden. Es zeigt sich somit, dass auch die direkte Zuordnung vor allem in den nordwesteuropäischen Rassen gelingt.

Tabelle 19: Zuordnung von 10000 simulierten Individuen zu ihrer Ursprungspopulation mit einer Wahrscheinlichkeit von 99 % auf Basis von Distanzen (D_C , D_S , D_A), Allelfrequenzen und mit Hilfe des Bayes Theorems.

Rasse	D_C		D_S		D_A		Allelfrequenzen		Bayesian	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Akkaraman	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Altamurana	1	3	0	0	2	6	2	6	5	16
Anogeiano	2	6	0	0	0	0	1	3	4	13
Bardhoka	2	6	0	0	2	6	3	10	4	13
Bergamasca	2	7	0	0	2	7	1	3	3	10
Churro	7	23	2	7	7	23	5	17	10	33
Cikta	6	19	1	3	6	19	7	23	9	29
Colmenareña	3	10	1	3	3	10	4	13	6	19
Dagliç	1	3	1	3	1	3	2	6	6	19
Delle Langhe	7	23	0	0	9	29	3	10	8	26
Exmoor Horn	11	35	0	0	12	39	9	20	15	48
Gentile di Puglia	4	13	0	0	6	19	7	23	8	26
Gr. geh. Heidschnucke	24	77	1	3	23	74	24	77	24	77
Heri	1	3	0	0	1	3	2	7	1	3
Kalarritiko	2	6	0	0	4	13	5	16	5	16
Kamieniec	2	6	0	0	3	10	3	10	9	29
Karagouniko	1	3	0	0	3	10	1	3	6	19
Karakul	5	16	0	0	4	13	2	6	7	23
Karayaka	0	0	0	0	1	3	0	0	2	6
Kefallinias	0	0	0	0	2	6	0	0	4	13
Kymi	6	19	0	0	7	23	7	23	6	19
Laticauda	5	16	0	0	6	19	4	13	7	23
Lesvos	2	6	0	0	2	6	2	6	4	13
Manchega	4	13	0	0	7	23	5	16	7	23
Merinolandschaf	6	19	0	0	6	19	4	13	4	13
Morkaraman	0	0	0	0	1	3	1	3	3	10
Naemi	3	10	1	3	3	10	1	3	5	17
Najdi	2	6	5	16	3	10	2	6	4	13
Orino	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0
Ossimi	2	6	0	0	2	6	4	13	8	26
Pilioritiko	1	3	1	3	1	3	2	6	5	16
Poln. Bergschaf (Gorska)	3	10	0	0	4	13	6	19	7	23
Poln. Merino	8	26	1	3	8	26	5	16	9	29
Pomorska	7	23	3	10	9	29	8	26	14	45
Racka	3	10	0	0	4	13	6	19	9	29
Rhönschaf	14	45	0	0	13	42	10	32	16	52
Rubio del Molar	9	29	2	6	9	29	9	29	12	39
Ruda	2	6	1	3	2	6	2	6	4	13
Rum. Merino	4	13	1	3	3	10	3	10	4	13
Rum. Tsigai	0	0	0	0	0	0	1	3	5	16
Scottish Blackface	7	23	0	0	9	29	8	26	13	42
Segureña	1	3	0	0	2	6	0	0	3	10
Sfakia	0	0	0	0	0	0	0	0	3	10
Shkodrane	0	0	0	0	1	3	1	3	1	3
Skopelos	4	13	0	0	5	16	6	19	6	19
Span. Merino I	0	0	0	0	1	3	0	0	3	10
Span. Merino II	1	3	1	3	1	3	0	0	3	9
Swaledale	11	35	1	3	12	39	6	19	14	45
Thône et Martod	6	19	0	0	9	29	5	16	9	29
Turcana	0	0	0	0	0	0	2	6	0	0
Ung. Merino	3	10	0	0	2	6	2	6	5	16
Ung. Tsigai	3	10	0	0	4	14	1	3	2	7
Br. u. W. Bergschaf	1	3	0	0	3	10	1	3	4	13
Welsh Mountain	1	3	1	3	4	13	3	10	7	23
Wrzosowka	12	39	2	6	14	45	14	45	16	52
Zelazna	1	3	0	0	1	3	1	3	4	13
Zypr. Fettschwanzschaf	4	13	0	0	4	13	1	3	3	9
Gesamt	217	12	26	1	254	15	214	12	365	21

(n = Anzahl, % = Anteil korrekt zugeordneter Individuen im Vergleich zur Gesamtzahl)

Tabelle 20: Direkte Zuordnung von Individuen zu ihrer Ursprungspopulation.

Die Basis bilden Distanzen (D_C , D_S , D_A), Allelfrequenzen bzw. das Bayes Theorem.

Rasse	D_C		D_S		D_A		Allelfrequenzen		Bayesian	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Akkaraman	15	88	7	41	11	65	10	59	7	41
Altamurana	29	94	26	90	29	94	29	94	28	91
Anogeiano	17	55	17	55	19	61	21	68	21	68
Bardhoka	8	26	12	39	15	48	17	55	15	48
Bergamasca	27	90	20	67	28	93	28	93	27	90
Churro	14	47	15	50	13	43	16	53	18	60
Cikta	29	94	27	87	29	94	28	90	28	90
Colmenareña	29	94	23	74	28	90	28	90	28	90
Dagliç	3	10	5	16	6	19	14	45	16	52
Delle Langhe	31	100	29	94	31	100	30	97	29	94
Exmoor Horn	31	100	31	100	31	100	31	100	31	100
Gentile di Puglia	13	42	16	52	16	52	21	68	22	71
Gr. geh. Heidschnucke	31	100	31	100	31	100	31	100	31	100
Heri	17	59	15	52	18	62	16	55	13	45
Kalarritiko	17	55	17	55	22	71	26	84	23	74
Kamieniec	21	68	16	52	22	71	23	74	22	71
Karagouniko	4	13	7	23	9	29	10	32	16	52
Karakul	28	90	24	77	28	90	28	90	26	84
Karayaka	12	39	10	32	16	52	19	61	17	55
Kefallinias	21	68	19	61	23	74	23	74	21	68
Kymi	18	58	16	52	20	65	24	77	21	68
Laticauda	27	87	25	81	28	90	27	87	27	87
Lesvos	20	65	13	42	21	68	22	71	22	71
Manchega	25	81	23	74	29	94	27	87	27	87
Merinolandschaf	27	87	24	77	27	87	28	90	29	94
Morkaraman	9	29	14	45	13	42	19	61	17	55
Naemi	7	24	15	52	10	34	9	31	9	31
Najdi	10	32	15	48	12	39	18	58	16	52
Orino	4	13	7	23	7	23	8	26	11	35
Ossimi	18	58	20	65	24	77	23	74	24	77
Pilioritiko	22	71	19	61	24	77	19	61	22	71
Poln. Bergschaf (Gorska)	24	77	20	65	26	84	24	77	25	81
Poln. Merino	31	100	30	97	31	100	31	100	31	100
Pomorska	21	68	18	58	21	68	27	87	27	87
Racka	29	94	24	77	30	97	30	97	30	97
Rhönschaf	31	100	30	97	31	100	31	100	31	100
Rubio del Molar	30	97	27	87	30	97	29	94	29	94
Ruda	6	19	11	35	8	26	15	48	11	35
Rum. Merino	14	45	16	52	19	61	21	68	21	68
Rum. Tsigai	2	6	9	29	8	26	10	32	15	48
Scottish Blackface	28	90	28	90	30	97	30	97	29	94
Segureña	5	16	6	19	8	26	7	23	9	29
Sfakia	24	77	18	58	24	77	23	74	23	74
Shkodrane	16	52	14	45	18	58	18	58	13	42
Skopelos	31	100	27	87	31	100	31	100	29	94
Span. Merino I	9	29	9	29	13	42	13	42	14	45
Span. Merino II	14	44	11	34	15	47	15	47	17	53
Swaledale	31	100	31	100	31	100	31	100	30	97
Thône et Martod	28	90	28	90	28	90	28	90	29	94
Turcana	8	26	9	29	12	39	14	45	18	58
Ung. Merino	18	58	16	52	19	61	22	71	22	71
Ung. Tsigai	18	62	17	59	18	62	23	79	20	69
Br. u. W. Bergschaf	30	97	25	81	31	100	28	91	30	97
Welsh Mountain	17	55	13	42	20	65	23	74	24	77
Wrzosowka	31	100	23	74	31	100	31	100	31	100
Zelazna	31	100	29	94	31	100	31	100	29	94
Zypr. Fettschwanzschaf	31	97	29	91	31	97	31	97	30	94
Gesamt	20	65	19	62	22	71	23	74	22	73

(n = Anzahl, % = Anteil korrekt zugeordneter Individuen im Vergleich zur Gesamtzahl)

5 Diskussion

5.1 Evaluierung der Mikrosatelliten als Marker für Diversitätsstudien

Die Beurteilung der Eignung der Mikrosatellitenmarker soll anhand der von der FAO (1998a) geforderten Kriterien erfolgen. Hierzu gehören im Besonderen die ungekoppelte Vererbung, das Aufweisen von mindestens fünf Allelen, ein PIC-Wert von $> 0,60$ und eine einfache und zuverlässige Typisierung (vergleiche 2.5.4).

Alle Marker, die ein Kopplungsungleichgewicht aufwiesen, waren auf unterschiedlichen Chromosomen kartiert. Diesen Aspekt betreffend sind folglich alle Marker für Diversitätsstudien geeignet. Gleiches gilt für die geforderte Mindestanzahl von fünf Allelen, die alle Marker aufweisen. Auf der Basis der PIC-Werte eignen sich die Marker *OarAE129*, *OarFCB193*, *SR-CRSP-5* und *SR-CRSP-9* nicht, da sie Werte $< 0,60$ besitzen. Dies zeigt gleichzeitig die nur eingeschränkte Nutzbarkeit der beiden verwendeten caprinen Mikrosatellitenmarker *SR-CRSP-5* und *SR-CRSP-9* für Schafe. Diese Marker besitzen beispielsweise bei der Ziege PIC-Werte von 0,79 (*SR-CRSP-5*) und 0,81 (*SR-CRSP-9*) (Luikart et al., 1999). Im Gegensatz dazu konnten Marker des Rindes wie *BM1329*, *BM1824* und *BM8125* im Rahmen dieser Studien auf das Schaf übertragen werden und die geforderten PIC-Werte erzielen.

Marker *HUJ616* wies sowohl Ein- als auch Zweibasenpaarabstände auf, was zu Typisierungsungenauigkeiten führen kann. Ewen et al. (2000) zeigten, dass Einbasenpaarabstände vor allem bei so genannten zusammengesetzten Di-, Tri- oder Tetranukleotidwiederholungen auftreten, in denen ein „single nucleotide polymorphism“ (SNP), also eine Mutation einer einzigen Base, vorhanden ist. Die Autoren konnten des Weiteren zeigen, dass vor allem Marker mit einer sehr großen Allelgrößenspanne von Einbasenpaarabständen betroffen sind, da die langen Allele in der Elektrophorese nicht genau in Zweibasenpaarabständen wandern. Dies trifft vermutlich auf Marker *HUJ616* zu, der einen Größenbereich zwischen 114 und 166 bp aufweist. Da aber konsequent zu allen ungeraden Allelen > 139 bp ein Basenpaar addiert wurde, wie Ewen et al. (2000) es vorschlugen, ging keinerlei Informationen verloren, so dass Typisierungsfehler nahezu ausgeschlossen werden können. Das im Rahmen der Ausreißer-Analyse festgestellte Ausreißer-Verhalten von Marker *HUJ616* kann allerdings durch die oben erwähnte Typisierungsproblematik bedingt sein.

Als Ursache für die hohe Anzahl an fehlenden Typisierungsergebnissen (34) von Marker *OarCP38* werden ungeeignete Primersequenzen vermutet. Eine weitere Möglichkeit stellt das Vorliegen von Nullallelen dar, worauf aber keinerlei Hinweise in Form eines Heterozygotendefizits und damit verbundenen positiven F_{IS} -Werten vorliegen. Daher ist

für zukünftige Diversitätsstudien die Erstellung eines neuen Primerpaars oder die Verwendung eines anderen Markers zu empfehlen. Aufgrund der hohen Ansprüche des Markers an die PCR-Bedingungen konnte für diesen Marker keine Multiplex-PCR etabliert werden. Ebenso konnte Marker *BM1329* nicht in einer Multiplex-PCR amplifiziert werden, da er sich trotz Modifikation der PCR-Bedingungen nicht darstellen ließ.

5.2 Eignung des Probensammelschemas

Die hohe Anzahl an Migranten pro Generation ($N_m = 125$) und die geringste genetische Distanz nach Reynolds D_R (0,019) zwischen den beiden Spanisches Merino-Populationen zeigen auf, dass das Probensammelschema, welches im Rahmen des ECONOGENE Projekts angewandt wurde, einen gut geeigneten Querschnitt durch die Population repräsentiert und somit eine gute Wiederholbarkeit besteht. Darüber hinaus stellt die genetische Distanz eine gut geeignete Referenzdistanz für Vergleiche der Distanzen untereinander dar. Wenn zwei Untergruppen einer Population, wie bei dem Spanischen Merino dargestellt, eine Distanz von 0,019 aufweisen, welche idealerweise Null betragen sollte, dann wird deutlich, wie gering im Vergleich dazu beispielsweise die Distanz zwischen den Rassen Rumänisches Tsigai und Turcana mit 0,024 ausfällt.

5.3 Nullallele

Die Marker *OarAE129*, *SR-CRSP-5* und *MCM527* wichen in 16, 33 und 36 Populationen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht ab. Dies lässt zunächst entweder auf ein Defizit oder einen Überschuss an Heterozygoten schließen. Die entsprechenden $F_{IS}(W\&C)$ -Werte der o. g. Marker zeigen jedoch aufgrund der hohen positiven und signifikant von Null abweichenden Werte ein hochgradiges Heterozygotendefizit an. Eine wahrscheinliche Ursache hierfür stellt das Vorliegen von Nullallelen dar. Diese Vermutung wird durch die hohe Anzahl fehlender Typisierungsergebnisse im Marker *OarAE129* von 2,4 % (42 Proben) im Vergleich zu 0,7 % im Gesamtdatensatz gestützt, da es sich hierbei höchst wahrscheinlich um für das Nullallel homozygote Tiere handelt. *SR-CRSP-5* und *MCM527* wiesen jedoch nur zehn bzw. sechs nicht typisierbare Proben auf, so dass diese Vermutung hier nicht bestätigt wird und somit auch andere Ursachen in Betracht gezogen werden müssen.

Verschiedene Autoren berichten im Rahmen von Untersuchungen auf Basis von Mikrosatelliten über Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht, die auf das Vorliegen von Nullallelen zurückzuführen sind (Ball und Chapman, 2003; Hammond et al., 2002; Holm et al., 2001; Jones et al., 1998; Pemberton et al., 1995; Van Treuren, 1998). Das Vorliegen eines Nullallels am Genort *OarAE129* konnte mittlerweile in fünf deutschen Schafrassen in Frequenzen von 0,065 bei der Grauen gehörnten Heidschnucke

bis 0,35 beim Rhönschaf nachgewiesen werden (Peter et al., 2005). Da *OarAE129* sowohl zu den von der FAO für Diversitätsstudien empfohlenen Markern gehört als auch von der International Society for Animal Genetics (ISAG) für Abstammungskontrollen empfohlen wird (<http://www.isag.org.uk/journal/comparisonguide.asp>), sollte dieser Marker nicht mit dem von Penty et al. (1993) publizierten, sondern mit dem von Peter et al. (2005) empfohlenen Vorwärtsprimer verwendet werden.

Eine weitere Ursache für das Abweichen eines Genortes vom HWG in vielen Populationen ist das so genannte „genetic hitchhiking“ (Maynard Smith und Haigh, 1974). Der Begriff beschreibt die enge Kopplung von Mikrosatelliten mit Genorten, die unter Selektion stehen. Diese Mikrosatelliten sind folglich nicht mehr als neutral anzusehen. So liegt zum Beispiel Marker *DYMS1* in der Nähe der Gene, die für die MHC-(Haupthistokompatibilitätskomplex)-Subregion II kodieren (<http://rubens.its.unimelb.edu.au/jillm/jill.htm>). Es konnten einige Allele dieses Mikrosatellitenmarkers mit einer erhöhten Resistenz gegen die Parasiten *Ostertagia circumcincta* und *Haemonchus contortus* assoziiert werden (Buitkamp et al., 1996; Janssen et al., 2004). Ebenso wurde für Marker *BM1329* auf Chromosom 6 eine Kopplung mit dem Fruchtbarkeitsgen *FecB* nachgewiesen (Nowak und Charon, 2001; Weimann et al., 2001) und im Abstand von 2,7 bp kartiert (<http://rubens.its.unimelb.edu.au/jillm/jill.htm>). Des Weiteren konnte für Marker *OarHH47* auf Chromosom 18 eine Kopplung mit dem *Callipyge*-Gen (*CLPG*), welches für eine Erhöhung der Muskelmasse im Beckenbereich verantwortlich ist, nachgewiesen werden (Lien et al., 1999). Selektionseinflüsse auf bestimmte Allele können aber nur dann detektiert werden, wenn mehrere Generationen miteinander verglichen werden. Ob die drei genannten Marker unter Selektion stehen oder nicht, kann mit den in dieser Untersuchung durchgeführten Analysen nur durch die Ausreißer-Analyse herausgestellt werden. In deren Rahmen wurde allerdings kein Ausreißer-Verhalten detektiert. Es muss jedoch herausgestellt werden, dass hierbei nicht von neutralen Markern gesprochen werden kann, so dass der Einsatz der Marker *DYMS1*, *BM1329* und *OarHH47* im Rahmen von Diversitätsstudien auf neutraler Ebene nicht zu empfehlen ist.

5.4 Unter Selektion stehende Genorte

Die Untersuchung auf unter Selektion stehende Genorte (Ausreißer-Analyse) auf Basis simulierter F_{ST} -Werte identifizierte die Marker *OarFCB193*, *OarFCB304* und *HUJ616* als Marker mit höheren F_{ST} -Werten als den simulierten. Nach Beaumont und Balding (2004) werden diese folglich als unter adaptiver Selektion stehend betrachtet, während die Marker *MAF65*, *MAF209*, *INRA63*, *OarJMP29* und *OarFCB20* niedrigere F_{ST} -Werte als die simulierten aufwiesen, was oben genannte Autoren als unter balancierender Selektion stehend interpretierten. Gleichzeitig konnten Beaumont und Balding (2004) aber

aufzeigen, dass die angewandte Methode nicht geeignet ist, balancierende Selektion aufzudecken, so dass die letztgenannten fünf Marker nicht weiter betrachtet werden.

Das Ausreißer-Verhalten von *OarFCB193* lässt mehrere Schlüsse zu. Bei Betrachtung der Allelfrequenzverteilung des Markers *OarFCB193* (Tabelle E Anhang) fällt auf, dass in der Grauen gehörnten Heidschnucke das Allel *OarFCB193*¹¹⁵, welches in allen Rassen das dominierende Allel darstellt, mit nur 5 % vertreten ist, während die Allele *OarFCB193*¹²⁹ und *OarFCB193*¹³¹, die fast ausschließlich in Fettschwanz- und Zackelschafen vorkommen, bei der Grauen gehörnten Heidschnucken Frequenzen von 37 bzw. 32 % aufweisen. Dies kann zum einen ein Hinweis darauf sein, dass die Graue gehörnte Heidschnucke als eine der ursprünglichsten Rassen Deutschlands, weiterhin Allele aus der Region des Domestikationszentrums aufweist, die bereits in anderen nordeuropäischen Rassen durch Selektion verloren gegangen sind. Ryder (1984) spricht sogar von einer Ähnlichkeit mit den südosteuropäischen Rassen und vermutet eine Affinität zu den Zackelschafen des Balkans. Gestützt wird diese Annahme dadurch, dass die Graue gehörnte Heidschnucke zu den Zackelschafen die geringsten genetischen Distanzen aufweist. Kritisch ist jedoch anzumerken, dass diese Distanz dennoch sehr groß ist, so dass nicht von einer genetischen Nähe gesprochen werden kann und folglich auch reine Zufallsdrifteffekte als Ursache für die Affinität nicht ausgeschlossen werden können.

Eine weitere Möglichkeit der Interpretation des Ausreißerverhaltens der Marker ist eine Kopplung mit einem unter Selektion stehenden Gen. Dazu wurden die aktuellen Kopplungskarten unter <http://rubens.its.unimelb.edu.au/jillm/jill.htm> und zusätzlich mögliche QTLs für Wollqualität (Purvis und Franklin, 2005), Ovulationsraten (Davis, 2005) und Parasitenresistenz (Dominik, 2005) in Hinblick auf alle drei Marker betrachtet.

Bei Betrachtung des ovinen Chromosoms 11 (OAR11) zeigt sich, dass der Mikrosatellit *OarFCB193* einen Abstand von nur 3,7 cM zum *THRA*-Gen aufweist (<http://rubens.its.unimelb.edu.au/jillm/jill.htm>). Dieses Gen kodiert für den Thyroidhormonrezeptor alpha. Eine Mutation im *THRA*-Gen konnte bei der Maus mit einem erhöhten viszeralen Fettgehalt aufgrund einer verminderten Katecholamin-stimulierten Lipolyse assoziiert werden (Liu et al., 2003).

Laut Hagen (1926) zählen die Heidschnucken zu den genügsamsten Rassen, da sie ohne jegliches Kraftfutter auskommen, ohne dass es zu Leistungseinbußen kommt. Er beschreibt ebenso, dass „sie sich auf sehr guten Weiden leicht fett frisst und dann faulkrank wird“. Somit kann spekuliert werden, dass die Allele *OarFCB193*¹²⁹ bzw. *OarFCB193*¹³¹ mit einer Mutation des *THRA*-Gens gekoppelt und dafür verantwortlich sind, dass die Graue gehörnte Heidschnucke unter den kargen Bedingungen der Heide nicht verfettet, unter optimierten Fütterungsbedingungen aber aufgrund einer

verminderten Lipolyse verfettet und erkrankt. Demgegenüber kann vermutet werden, dass diese Mutation in den stärker selektierten Rassen Europas herausselektiert wurde, da diese unter guten Futterbedingungen optimale Leistungen erbringen mussten und nicht aufgrund einer Verfettung erkranken durften.

Eine weitere Möglichkeit für das Auftreten des Ausreißer-Verhaltens von Marker *OarFCB193* ist die Kopplung an Gene, welche für Keratinproteine kodieren und eine Rolle bei der Wollbildung spielen. Die Wollfasern eines Schafes bestehen zu ca. 90 % aus Keratin-Zwischenfilamenten (IF) und den Keratin-assoziierten Proteinen (KRTAP, früher KAP), die gemeinsam die Gruppe der Keratinproteine bilden (Powell, 1997). Die IF-Proteine bilden ein Filament von ca. acht bis zehn nm Durchmesser, das in eine Matrix aus KRTAPs eingebettet ist. Während die für die IF-Proteine kodierenden Gene lediglich zwei Typen (*KRT1* und *KRT2*) umfassen, stellt sich die *KRTAP*-Gruppe wesentlich komplexer dar. Derzeit sind elf Familien von *KRTAP*-Genen bekannt, von denen alle relativ klein sind und zwischen 0,6 und 1,5 kb umfassen. Verursacht wird dies durch die Tatsache, dass die Gene keine Introns besitzen (Powell, 1997).

McLaren et al. (1997) kartierten sowohl das Keratin-Zwischenfilament-Gen vom Typ I (*KRT1.2*) als auch die Keratin-assoziierten Protein-Gene *KRTAP1.1*, *KRTAP1.3* und *KRTAP3.2* beim Schaf auf Chromosom 11 in der Nähe von Marker *OarFCB193* (Abbildung 15) und wiesen eine gekoppelte Vererbung der vier Gene nach. Parsons et al. (1994b) konnten darüber hinaus eine Kopplung zwischen einem nicht spezifizierten *KRTAP1*-Gen und dem Wachstumshormon (GH) aufzeigen.

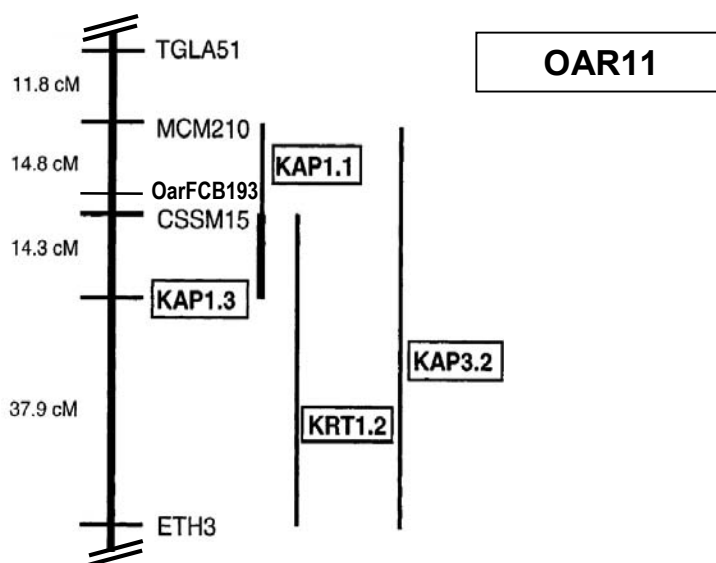


Abbildung 15: Genetische Kopplungskarte des ovinen Chromosoms 11 (OAR11) (modifiziert) (McLaren et al., 1997).

Die Autoren zeigten weiterhin, dass die Gene *KRTAP6*, -7 und -8 einen bedeutenden Einfluss auf den Wollfaserdurchmesser besitzen, während Rogers et al. (1994) einen Einfluss der Gene *KRTAP1.1* (ehemals *KAP1.1*) und *KRTAP1.3* (ehemals *KAP1.3*) auf die Stapelstärke nachwiesen.

Im Gen *KRT1.2* konnten bisher fünf Allele (A bis E) beschrieben werden (Genebank Accession Numbers AY835598, AY835599, AY835600, AY835601 und AY835602), die meist einen Austausch der Basen C und T und stets stumme Mutationen darstellen. Lediglich in der C-Variante kommt es an Position 307 zu einem Austausch der Base G gegen A und somit zu einer „Mis-sense-Mutation“, welche statt für Alanin für die Aminosäure Threonin codiert, deren Bedeutung aber noch ungeklärt ist.

Rogers et al. (1994) fanden mit Hilfe eines PCR-RFLP drei Varianten des *KRTAP1.1*-Gens (alte Bezeichnung *B2A*), die sie als Varianten α , β und γ bezeichneten. In den von ihnen untersuchten 19 Romneyschafen betrugen die Allelfrequenzen 13 %, 71 % bzw. 16 %. Im *KRTAP1.3*-Gen (*B2B*) identifizierten sie mit Hilfe eines PCR-SSCPs sechs Varianten (α bis ζ), von denen die Variante α mit 55 % am häufigsten und die Varianten β und ζ mit insgesamt 31 % vertreten waren, während die anderen Varianten nur Frequenzen von 7, 5 und 2 % aufwiesen. Im *KRTAP3.2*-Gen wurden von McLaren et al. (1997) ebenfalls mit Hilfe eines PCR-SSCPs zwei Varianten beschrieben.

Dies zeigt, dass alle oben beschriebenen Keratinproteingene polymorph sind und einen Einfluss auf die Wollqualität der Schafe besitzen. Da die Schafe Europas sehr unterschiedliche Wollqualitäten aufweisen, bleibt somit zu prüfen, ob eine Kopplung des Markers *OarFCB193* mit den Keratinproteingenen vorliegt, welche einen Hinweis auf das Ausreißer-Verhalten darstellt.

Marker *OarFCB304*, der ebenfalls als unter adaptiver Selektion stehend identifiziert wurde, liegt auf Chromosom 19 (OAR19). QTLs für Wollqualität, Reproduktion oder Parasitenresistenz sind in dieser Region noch nicht beschrieben. Allerdings liegt der Marker 1,8 cM vom *RHO*-Gen entfernt, welches für das Sehpigment Rhodopsin codiert. Rhodopsin, das sich aus dem Glykoprotein Opsin und dem Chromophor 11-cis-Retinal zusammensetzt, stellt einen prototypischen G-Protein-gekoppelten Rezeptor dar, der für die Aufnahme von Photonen in die photorezeptorischen Zellen der Retina des Auges verantwortlich ist (Löffler und Petrides, 2002). Eine Mutation des Opsin-Gens konnte beim Englischen Mastiff als Ursache für die autosomal-dominante Erbkrankheit Retinitis pigmentosa, eine progressive Degeneration der Retina, identifiziert werden (Zhu et al., 2004). Darüber hinaus wurde nachgewiesen, dass Mutationen des Rhodopsins eine Anpassung verschiedener Spezies an unterschiedliche Lichtbedingungen (unterschiedliche

Wellenlängen) durch unterschiedliche Absorptionsmaxima ermöglichen (Yokoyama, 1999). Dies gilt vor allem bei Fischen als gesichert, da diesen in tiefen Gewässern nur Licht bestimmter Wellenlänge zur Verfügung steht (Bielawski et al., 2004; Sugawara et al., 2002; Yokoyama, 2002). Zusätzlich konnten Mutationen dieses Gens für die Rot-Grün-Sicht vieler Säugetiere und anderer Vertebraten wie Chamäleons, Goldfische und Tauben verantwortlich gemacht werden. Hierdurch wird zum einen deutlich, dass das Gen hoch polymorph ist und zum anderen, dass es unter starker adaptiver Selektion steht. Ob dies allerdings eine Ursache für das Ausreißer-Verhalten des Markers *OarFCB304* ist, kann nur vermutet werden.

Das Ausreißer-Verhalten von Marker *HUJ616* wurde bereits durch eventuelle Typisierungsungenauigkeiten erklärt. Dennoch müssen auch hier mögliche Kopplungen mit Genen berücksichtigt werden. Im Abstand von 8,8 cM von diesem Marker wurde das *C1QR1*-Gen kartiert (<http://rubens.its.unimelb.edu.au/~jillm/jill.thm>). Dieses Gen kodiert bei Mensch und Maus für die Komplementsystem-Komponente C1q mit dem Unterrezeptor 1. Das Komplementsystem ist ein System von über 20 Plasmaproteinen, welche mit Antikörpern interagieren und als Vorstufen im Blut zirkulieren. Bei Aktivierung des Komplementsystems dient dieses System der Phagozytose (durch Aktivierung von Makrophagen und Monozyten), der Zellverdauung und der anschließenden Zellzerstörung durch Zellyse (Löffler und Petrides, 2002). Somit spielt dieses Gen eine direkte Rolle im Rahmen der Immunabwehr und kann somit Auswirkungen auf die Fitness eines Tieres besitzen und unter adaptiver Selektion stehen.

5.5 Genetische Variabilität innerhalb der Rassen

Schätzungen der mittleren Anzahl Allele je Rasse (MNA) und der erwarteten Heterozygotie (H_E) gelten als gutes Maß für die Beurteilung der genetischen Diversität einer Rasse (Hanotte und Jianlin, 2005; Toro und Caballero, 2004). Die Schafrassen Europas und des Nahen Ostens dieser Untersuchung weisen einen sehr unterschiedlichen Grad an genetischer Diversität auf. Während viele Rassen Nordwesteuropas eine niedrige Diversität besitzen, zeigen viele südosteuropäische, aber auch die Merinorassen eine sehr hohe Diversität. So besitzen beispielsweise die Rassen Graue gehörnte Heidschnucke und Exmoor Horn lediglich eine erwartete Heterozygotie (H_E) von 0,64 bzw. 0,63 und eine durchschnittliche Anzahl an Allelen von 5,74 bzw. 6,00. Diese niedrige Diversität deckt sich mit Untersuchungen von Farid et al. (2000), die in britischen und nordeuropäischen Rassen basierend auf zehn Mikrosatelliten ebenfalls vergleichsweise geringe erwartete Heterozygotien von 0,53 (Texelschaf) bis 0,67 (Cheviot) fanden.

Im Gegensatz zu den nordwesteuropäischen Schafrassen zeigen Rassen wie die

albanischen Ruda oder Bardhoka eine sehr hohe genetische Diversität von 0,77 bzw. 0,76. Eine solch hohe Diversität beim Schaf wurde bisher lediglich bei Merinos (Diez-Tascón et al., 2000) und bei anderen spanischen Rassen gefunden (Arranz et al., 1998; Rendo et al., 2004). Die Merinorassen dieser Untersuchung zeigen mit einer Diversität von 0,70 (Polnisches Merino) bis 0,75 (Gentile di Puglia) fast ausschließlich überdurchschnittlich hohe Werte. Es ist davon auszugehen, dass vor allem die große effektive Populationsgröße der Merinos die Ursache für die höhere Diversität verglichen mit den Landrassen Nordwesteuropas darstellt. Falge et al. (1999), welche Untersuchungen auf Basis des DNA-Fingerprints in Merino- und deutschen Landschaftsrassen vornahmen, vermuteten, dass die starke Selektion der Merinorassen zu einer Verringerung der genetischen Diversität im Vergleich zu den Landschaftsrassen geführt hat. Dies konnte im Rahmen dieser Untersuchung nicht bestätigt, sondern vielmehr widerlegt werden.

Auch bei Betrachtung von Ländergruppen (Abbildung 8) zeigt sich, dass die Rassen Nordwest- und Westeuropas, gemessen anhand der erwarteten Heterozygotie und der korrigierten mittleren Anzahl Allele je Rasse („allelic richness“) eine geringere Diversität aufweisen als die Rassen Südosteuropas und des Nahen Ostens. Ähnliche Beobachtungen machten Loftus et al. (1999) in Untersuchungen von Rinderrassen des Nahen Ostens, Europas und Westafrikas mit Hilfe von Mikrosatelliten. Sie konnten eine höhere Diversität in den Rassen des Nahen Ostens feststellen und erklärten dies damit, dass Rassen des Nahen Ostens Allelvariationen ihrer wilden Vorfahren beibehalten konnten, die im Laufe der Rassebildung in Europa verloren gegangen sind. Die eigenen Untersuchungen deuten also darauf hin, dass auch die Schafe Südosteuropas und des Nahen Ostens genetische Variationen ihrer Wildformen beibehalten konnten, welche in den stärker selektierten Rassen Nordwest- und Westeuropas bereits verloren gegangen sind. Neben Selektion stellt eine weitere Ursache der geringeren Diversität eine Art Gründereffekt dar, da bei der Ausbreitung der Schafe im Rahmen der Völkerwanderung meist nur eine Auswahl an Tieren mitgenommen wurde, während ein anderer Teil als Nahrungsquelle diente (Bökönyi, 1976).

Dies demonstriert aber, dass gerade die Rassen Südwesteuropas ein Reservoir an Allelen und genetischer Diversität darstellen, das insbesondere im Rahmen von Erhaltungsmaßnahmen berücksichtigt werden muss.

5.5.1 Hardy-Weinberg-Gleichgewicht über alle Genorte je Rasse

Bei Betrachtung des HWG gemittelt über alle Genorte je Rasse zeigt sich unter Nichtbeachtung der drei Marker, bei denen der Verdacht von Nullallelen besteht, dass die sechs Rassen Graue gehörnte Heidschnucke, Ungarisches Tsigai, Kymi, Sfakia,

Altamurana und Pomorska in vier Genorten vom HWG abwichen. Jedoch zeigten alle Rassen außer Exmoor Horn, Kamieniec, Polnisches Merino und Ruda signifikant von Null abweichende positive mittlere F_{IS} -Werte, was auf ein Heterozygotendefizit innerhalb eines überwiegenden Teils der Rassen schließen lässt (Weir, 1990). Wäre dieses Defizit allein auf Inzucht innerhalb der Populationen zurückzuführen, beträfe es alle Genorte in gleichem Maße. Da dies aber nicht der Fall ist, stellt Inzucht nicht die ausschließliche Ursache für das Defizit dar. Eine weitere mögliche Ursache ist das Vorhandensein von Substrukturen innerhalb einer Population, die zu einem Wahlundeffekt führen. Der Wahlundeffekt, 1928 nach seinem Erstbeschreiber Wahlund benannt, tritt dann auf, wenn eine Rasse als eine einzige Gesamtpopulation angesehen wird, tatsächlich aber aus mehreren Subpopulationen besteht, zwischen denen kein oder nur wenig Genfluss stattfindet. Ähnliche Feststellungen machten Jordana et al. (2003) bei der Untersuchung von 18 autochthonen südwesteuropäischen Rinderrassen. Auch sie stellten positive F_{IS} -Werte in einem Großteil der Rassen, zusammen mit vereinzelt Abweichungen vom HWG, fest und interpretierten diese als Substrukturen innerhalb der Populationen. Diese Substrukturen erklärten sie durch die Isolierung der einzelnen Zuchteinheiten. Auch Cañon et al. (2000), Martin-Burriel (1999) und Kantanen et al. (2000) führten Abweichungen vom HWG in Rinderpopulationen auf das Vorliegen eines Wahlundeffektes zurück. Jedoch ist davon auszugehen, dass auch ein Wahlundeffekt, ebenso wie die Inzucht, in gleichem Maße Einfluss auf alle Marker besitzt, so dass auch dieser nicht ausschließlich als Ursache für die Abweichungen vom HWG in Frage kommt. Eine dritte Erklärung stellt daher die genetische Zufallsdrift dar, die gerade bei kleinen Populationen zu Abweichungen vom HWG führt. Es kann davon ausgegangen werden, dass alle drei Ursachen gemeinsam zu den Abweichungen vom HWG in dieser Untersuchung geführt haben.

5.6 Genetische Variabilität zwischen den Rassen

5.6.1 Genetische Differenzierung

Eine durchschnittliche genetische Differenzierung ($F_{ST}(W\&C)$) zwischen den Rassen von 5,7 % impliziert, dass 94,3 % der genetischen Variation innerhalb der Rassen zwischen den Individuen anzutreffen ist. Diese genetische Differenzierung entspricht zum Teil den bisher gefundenen Werten anderer Untersuchungen. In diesen betrug die genetische Differenzierung 6,1 bzw. 7 % zwischen spanischen Schafrassen (Álvarez et al., 2004; Arranz et al., 2001b), 8 % zwischen finnischen Landschaftsrassen (Tapio et al., 2003), 8,5 % zwischen Dickhornschafen bzw. Awassi, Romney und Neuseeländischen Merinos (Forbes et al., 1995) und 8,8 % zwischen baltischen Schafrassen (Tapio et al., 2005). Rendo et al.

(2004) schätzten zwischen spanischen Rassen allerdings F_{ST} -Werte von nur 3 %, während Stahlberger-Saitbekova et al. (2001) zwischen Schweizer Rassen und Farid et al. (2000) zwischen nordeuropäischen und afrikanischen Rassen Werte von 17 bzw. 16,3 % fanden. Der hohe F_{ST} -Wert in der Untersuchung von Stahlberger-Saitbekova et al. (2001) erklärt sich aber durch die Einbeziehung von europäischen Mufflons. Die genetische Differenzierung der untersuchten Rassen liegt somit im mittleren Bereich, fällt aber über alle Marker hoch signifikant aus und darf somit nicht vernachlässigt werden (Wright, 1978).

5.6.2 Populationsstrukturen

Obwohl keine signifikante Korrelation zwischen der genetischen und der geographischen Distanz gefunden wurde, konnte anhand der Clusteranalysen eine deutliche Ost-West-Trennung der Rassen festgestellt werden. Da es sich bei den untersuchten Tieren nicht um Wildpopulationen handelt, für die natürliche Grenzen eine starke Bedeutung haben, sondern um Rassen, die aufgrund von Zuchtbeschränkungen voneinander isoliert sind, spielt die geographische Distanz eine untergeordnete Rolle.

Die Trennung der Rassen in Ost und West unterstützt die Ergebnisse von Hiendleder et al. (1998b), welche Hausschafassen anhand von Untersuchungen an der Kontrollregion der mitochondrialen DNA in eine asiatische und eine europäische Hausschaf-mtDNA-Linie unterteilten. Somit deutet sich an, dass die Rassen Südosteuropas und des Nahen Ostens auf die asiatische und die Westeuropas auf die europäische mtDNA-Linie zurückzuführen sind. Eine solche Ost-West-Trennung konnte auch beim Rind basierend auf Mikrosatelliten (Loftus et al., 1999) bzw. Blutgruppen und Blut- bzw. Milchproteinen (Medjugorac et al., 1994) und beim Schwein anhand von Untersuchungen der mtDNA nachgewiesen werden (Watanobe et al., 1999).

Eine weitere Erklärung, die allerdings mit der ersten in Zusammenhang steht, ist die Ausbreitung der Landwirtschaft nach Europa. Archäologische Indizien weisen darauf hin, dass sich die Landwirtschaft im neolithischen Zeitalter vor ca. 9000 Jahren von Anatolien nach Europa ausbreitete (Renfrew, 1991). Hierbei zeigen humangenetische Hinweise, dass die Ausbreitung der Landwirtschaft in Europa eher durch Völkerwanderungen als durch kulturelle Weitergabe des Wissens erfolgte (Sokal et al., 1991). Gestützt wird diese These durch Untersuchungen von Ordás (2004). Er analysierte die Allelfrequenzen vier verschiedener Blutproteine (Hämoglobin, Esterase, Albumin, Transferase) von 74 europäischen Schafrassen mit Hilfe von direktonaler Autokorrelation und konnte ebenfalls eine Nordwest-Südost-Trennung feststellen, welche er auf die zwei unterschiedlichen Ausbreitungswege der Landwirtschaft und die hierbei domestizierten

Tiere zurückführte. Er beschreibt eine innere Route, die im Wesentlichen dem Donautal folgte und eine äußere Route, welche entlang der Mittelmeerküste zur Iberischen Halbinsel und nach Nordeuropa führte (siehe auch Abbildung 1). Diese unterschiedlichen Ausbreitungswege können zusammen mit Adaptation an unterschiedliche Umweltbedingungen ebenfalls zu einer geographischen Differenzierung führen. Medjugorac et al. (1994), die eine ähnliche Ost-West-Differenzierung bei Rinderrassen Europas feststellten, führten diese Trennung vor allem auf den Einfluss genetischer Drift und unterschiedliche Auerochsanteile entlang der Ausbreitungswege der Landwirtschaft zurück und vermuteten bereits ähnliche Differenzierungsmuster beim Schaf, die somit im Rahmen dieser Arbeit bestätigt werden.

Eine Einbeziehung weiterer Rassen des Balkans, die bisher nicht mit untersucht wurden, könnte somit zusätzliche Aufschlüsse zur Entstehungsgeschichte der Rassen und deren Zweiteilung geben.

5.7 Phylogenetische Beziehungen der Rassen

Aufgrund der Vielzahl an Rassen und phylogenetischen Analysen wird der Übersichtlichkeit halber zunächst auf einzelne Länder und deren auffälligste Rassen eingegangen und im Weiteren eine Verknüpfung der Ergebnisse verschiedener Länder dargestellt.

5.7.1 Beziehungen der Rassen innerhalb eines Landes

Deutschland

Eine Besonderheit der Grauen gehörnten Heidschnucke stellt die Separierung von den deutschen, aber auch von allen anderen Rassen in den phylogenetischen Analysen dar. Des Weiteren weist sie die größten genetischen Distanzen und die durchschnittlich geringste Anzahl von zwei Migranten pro Generation (N_m) mit anderen Rassen auf. Dies erklärt sich möglicherweise durch die Entstehungsgeschichte der Grauen gehörnten Heidschnucke. Hier wird deutlich, dass diese eher eine Affinität zu den nordischen Kurzschwanzschafen, auch Heideschafe genannt, besitzt (Mason, 1996). Gemäß der EAAP-Datenbank (Simon, 1994) unterteilt sich die Hauptgruppe der Heideschafe in zwei weitere Untergruppen. Die eine Untergruppe umfasst die so genannten Schnucken, zu denen neben der Grauen gehörnten Heidschnucke auch die Weiße hornlose und Weiße gehörnte Heidschnucke, aber auch die Skudden und die niederländischen Schnucken zählen. Die zweite Untergruppe wird als „Nordische Gruppe“ bezeichnet und besteht u. a. aus dem Faröer Schaf, dem Finnschaf, dem Isländischen Schaf, dem Gotlandschaf, dem Romanov und den polnischen Wrzosowka. Allen Schafen der Heideschafhauptgruppe ist

gemein, dass sie klein und kurzschwänzig sind und vom europäischen Mufflon abstammen sollen (Simon, 1994). Da im Rahmen der Untersuchung, abgesehen von den polnischen Wrzosowka, keine Kurzschwanzschafe der nordischen Untergruppe oder der Schnuckengruppe einbezogen wurden, könnte die Einbeziehung von Rassen dieser Untergruppen zu einer Gruppierung mit diesen führen. Dies unterstreicht die Bedeutung des Gebrauchs von Referenzproben und einheitlichen Mikrosatellitenmarkern, da eine Verknüpfung der Ergebnisse dieser Studie mit Ergebnissen von Tapio et al. (2003), die vor allem finnische Rassen wie das Finnschaf, das Ålandschaf, das Vepsia- und das Vienaschaf, aber auch das Romanov untersuchte, wichtige Erkenntniszuwächse über die Zuordnung der Heidschnucke erbringen könnte.

Darüber hinaus weist die Heidschnucke von allen Rassen die geringste mittlere Anzahl Allele (5,74) und eine sehr niedrige erwartete Heterozygotie ($H_E = 0,64$) auf. Diese Reduktion der Anzahl der Allele und eine darauf folgende Absenkung der erwarteten Heterozygotie deutet auf das Vorliegen eines Flaschenhalses hin (Keller et al., 2001). Ist dieser Flaschenhals erst vor kurzer Zeit entstanden, so wird meist die Anzahl der Allele schneller reduziert als die erwartete Heterozygotie, so dass die tatsächliche erwartete Heterozygotie größer ist als die bei einer konstanten Populationsgröße zu erwartende (Luikart et al., 1998). Im Rahmen einer Analyse mit dem Programm BOTTLENECK (Cornuet und Luikart, 1996) konnte jedoch kein erst kürzlich durchlaufener Flaschenhals festgestellt werden. Dies lässt darauf schließen, dass die Population der Grauen gehörnten Heidschnucke zwar einen Flaschenhals durchlaufen hat, dieser aber längere Zeit zurückliegt. Hinweise auf zurückliegende Flaschenhälse in der Population der Grauen gehörnten Heidschnucke geben Behrens et al. (1982), wonach die Anzahl der Grauen gehörnten Heidschnucken von 1848 bis 1920 von ca. 380.000 auf etwa 35.000 sank. Als Ursache hierfür nannte Hagen (1926) fallende Woll- und Fleischpreise zwischen 1860 und 1880, die Ausdehnung der Rinder- und Schweinehaltung und Mangel an geeigneten Schäfern. Darüber hinaus berichtet Sambras (1994) über die ökologischen Folgen dieses Einbruchs der Schnuckenhaltung in der Lüneburger Heide, die in Verbuschung bestanden, so dass es nachfolgend wieder zu einem Anstieg der Bestände kam. Seit ca. 1996 ist die Population der Grauen gehörnten Heidschnucke wieder in ihrem Bestand gesichert. Die Folgen des Flaschenhalses in Form einer verringerten Diversität sind aber noch immer nachvollziehbar. Da dieser Flaschenhals aber bereits fast 100 Jahre zurückliegt, konnte er nicht mit Hilfe des Programms BOTTLENECK nachgewiesen werden.

Demgegenüber konnte in der Rasse Rhönschaf ein kürzlich durchlaufener Flaschenhals nachgewiesen werden. Beier (1984) beschreibt, dass sich vor allem die Gründung der

Deutschen Demokratischen Republik nachhaltig auf die Rhönschafbestände ausgewirkt hat. So wurde durch die Zweiteilung Deutschlands das ehemals geschlossene Zuchtgebiet Bayerns, Hessens und Thüringens getrennt. Des Weiteren löste sich Mitte der 50er Jahre die kurhessisch-bayrische Arbeitsgemeinschaft auf, so dass es nur noch fünf bayrische und drei hessische Stammherden gab. Im Weiteren kam es in der DDR nach einem anfänglichen Aufschwung der Rhönschafzucht zu einer schrittweisen Einstellung der Zuchtarbeiten, bis um 1958/59 der Tiefstand der Rhönschafzucht mit ca. 300 Schafen erreicht wurde (Beier, 1984). Beier (1984) beschreibt zusätzlich, dass das Fleisch der Rhönschafflämmer sehr gefragt gewesen sei, woraus ein Mangel an Jungschafen resultierte, der den Rückgang der Rhönschafpopulation beschleunigte. Des Weiteren musste 1957 wegen der in der bayerischen Rhön aufgetretenen Maul- und Klauenseuche eine gemeinschaftliche kurhessisch-bayrische Versteigerung abgesagt werden, so dass zu dieser Zeit kein Bockaustausch stattfand. In den folgenden Jahren kam es jedoch wieder zu einem Anstieg in den Bestandszahlen, was vor allem dadurch begründet ist, dass die Mastleistungsprüfungen Ende der 50er Jahre hohe Leistungen der Rhönschafe aufzeigten, so dass sich die Schafhalter der Rhön wieder auf diese Rasse konzentrierten (Beier, 1984). 1990 übertraf die Anzahl der Rhönschafe erstmals die Zahl der Tiere in der Nachkriegszeit, so dass der Bestand heute als stabil eingestuft werden kann. Dies wird gestützt durch die in dieser Untersuchung erfassten genetischen Diversitätsparameter, wonach die durchschnittliche Anzahl der Allele ($MNA = 6,1$) und die erwarteten Heterozygotie ($H_E = 0,69$) eine für Nordwesteuropa durchschnittliche Diversität aufweist.

Darüber hinaus zeigt die Population der Rhönschafe einen hoch signifikanten F_{IS} -Wert von 12,1 %, der auf Substrukturen innerhalb der Population zurückzuführen sein kann, da die Rasse für 50 Jahre durch die Gründung der DDR in isolierte Populationen, zwischen denen kein Genaustausch stattgefunden hat, unterteilt war und somit eine Substrukturierung zu Drifteffekten innerhalb der isolierten Populationen geführt haben kann.

Erstaunlicherweise konnte in der Population der Braunen und Weißen Bergschafe keine Substruktur anhand des Fixationsindex festgestellt werden, was zu erwarten gewesen wäre, da diese im Rahmen dieser Arbeit zu einer Rasse zusammengefasst wurden, obwohl sie seit 1977 als separate Herdbuchrassen geführt werden (Simon, 1994). Dies erklärt sich möglicherweise dadurch, dass die Wollfarbe der Schafe nach bisherigem Stand der Wissenschaft durch nur elf Gene determiniert wird, wobei der so genannte „Brown Locus“ für die Braunfärbung der Wolle verantwortlich ist (Sponenberg, 1997). Daher kann schlussgefolgert werden, dass sich das Braune und Weiße Bergschaf zwar phänotypisch aufgrund unterschiedlicher Allele des Brown Locus unterscheiden. Da die

beiden Rassen aber erst vergleichsweise kurz in getrennten Herdbüchern geführt werden, hat genetische Drift bisher zu keiner genetischen Differenzierung der beiden Rassen auf neutraler Ebene geführt.

Großbritannien

Die größte genetische Distanz besteht zwischen den Rassen Exmoor Horn und Swaledale, wobei sich die Rasse Exmoor Horn in der Hauptkomponentenanalyse auch von allen anderen Rassen der Untersuchung separiert. Hierbei spielen vermutlich vor allem Drifteffekte eine Rolle. Interessanterweise wurde die Rasse Exmoor Horn durch die im Jahre 2001 im Rahmen der Maul- und Klauenseuche in Großbritannien ins Leben gerufene Organisation „The sheep trust“ (<http://www.thesheeptrust.org/>) nur als sehr gering genetisch differenziert betrachtet. Sicherlich muss auch hier die genetische Distanz zu den gewählten Vergleichspopulationen Swaledale, Welsh Mountain und Scottish Blackface vorsichtig betrachtet werden, da die Rasse Exmoor Horn unter Umständen zu anderen Rassen Großbritanniens geringere Distanzen aufweisen kann. Dennoch ist sie im Kontext dieser Arbeit als stark genetisch differenziert zu betrachten.

Polen

Die Rasse Wrzosowka, die zu den nordischen Heideschafen gehört, war früher sehr zahlreich in den nordöstlichen Gebieten Polens vertreten. Vor dem zweiten Weltkrieg gehörten etwa 50 % der polnischen Schafe zu dieser Rasse (Ryder, 1983). In den Jahren 1950 bis 1960 wurde sie aufgrund geringer Leistungen jedoch fast vollständig verdrängt. 1972 hat sich dann die Versuchsstation des Zootechnischen Instituts in Czechnica das Ziel gesetzt, diese Schafrasse zu erhalten. Seit 1981 wird die Erhaltungszucht dieser Schafrasse in fünf Herden der Wojewodschaften Bialystok und Suwalki betrieben. Dieser einige Jahrzehnte zurückliegende Flaschenhals konnte ebenfalls mit der von Cornuet und Luikart (1996) beschriebenen Methode nachgewiesen werden. Obwohl die Rasse Wrzosowka wie die Graue gehörnte Heidschnucke zu den Heideschafen gehört, separiert sie sich nicht wie diese von allen anderen Rassen der Untersuchung. Dies kann auf Kreuzungen mit anderen Rassen hinweisen.

Das Kaminerschaf (Kamieniec) stellt eine der wenigen Rassen dar, die keine signifikant von Null abweichenden F_{IS} -Werte besitzt und somit keine hohe Inzucht bzw. Substrukturen aufweist. Seine Abstammung vom Pommerschen Landschaf (Pomorska) kann durch die geringe genetische Distanz, die durch hohe Bootstrap-Werte gestützt wird, und den hohen Genfluss noch immer nachvollzogen werden.

Vor allem in der Bayesian Model-based Clustering Analyse (Abbildung 14) wird die verwandtschaftliche Beziehung der verschiedenen polnischen Schafrassen deutlich. So

entstand das Pommersche Landschaf (Pomorska) aus einer Rasse namens Fagas, welche dem Ostfriesischen Milchschaaf ähnelte, und Einkreuzungen von Texelschafen. Die Rasse Kamieniec wiederum stellt eine Kreuzung aus Pommerschen Landschafen und Texel- bzw. Romneyschafen dar, während die Rasse Zelazna aus Kreuzungen von Schweineschafen mit Polnischen Merinos entstand (Mason, 1996). Vereinheitlicht wurden die Rassen des Weiteren dadurch, dass Maßnahmen der polnischen Regierung Mitte der 90er zu einer Einkreuzung von Milch-, Romanov- und Finnschafen in die oben genannten Rassen führten (Blahnta et al., 1988). Darüber hinaus lässt ihre Gruppierung mit den Merinorassen darauf schließen, dass sie einen hohen Merinoanteil in sich tragen. Dies bestätigt die Aussagen von Ryder (1983), dass seit dem Zweiten Weltkrieg eine Aufwertung polnischer Schafe durch Merinos stattgefunden hat. Lediglich das Polnische Bergschaf (Gorska) konnte seinen zackeltypischen Anteil erhalten, was durch die Zuordnung zur Zackelschafgruppe in Abbildung 14 verdeutlicht wird.

Rumänien

Die Rasse Turcana gehört zu den rauwolligen Zackelschafgruppen Rumäniens, während die Rumänischen Tsigaija feinwollige Schafe sind. Obwohl sie phänotypisch sehr verschieden sind, besteht aber zwischen den beiden Rassen ein hoher Genfluss und eine geringe genetische Distanz (Tabelle D Anhang). Auch in der Bayesian Model-based Clustering Analyse (Abbildung 14) zeigt sich eine ähnliche Clusterzuordnung. Vor allem in der Karpatenregion werden die Schafe in Wanderhaltung gehalten. Da die Turcana in den Karpaten und die Tsigaija am Fuße der Berge Transsilvaniens beheimatet sind und für beide Rassen bisher kein Herdbuch etabliert ist, kann eine Hybridisierung nicht ausgeschlossen werden.

Albanien

Zwischen allen drei albanischen Rassen Bardhoka, Ruda und Shkodrane konnten nur sehr geringe genetische Distanzen und ein hoher Genfluss festgestellt werden. Für alle Rassen ist bisher kein Herdbuch etabliert und lediglich 40 (Shkodrane) bis 80 % der weiblichen Tiere werden reinrassig angepaart (Simon, 1994). Darüber hinaus wird von allen drei Rassen berichtet, dass sie untereinander gekreuzt werden, was vor allem für die Rasse Shkodrane zutrifft, die mit der Rasse Bardhoka zur Steigerung der Milchleistung gepaart wird (Dobi, 2005). Dies legt die Vermutung nahe, dass auch hier Genaustausch stattfindet, der zu einer genetischen Homogenisierung der Rassen geführt hat.

Griechenland

Die Rassen Anogeiano und Sfakia zeigen kaum Genfluss zu den anderen griechischen Rassen. Dies erklärt sich durch ihre Isolation, da beide Rassen auf der Insel Kreta gehalten

werden. Des Weiteren fällt die genetische Distanz zwischen ihnen sehr gering aus, wobei hohe Bootstrap-Werte eine zuverlässige Anordnung dieser beiden Rassen demonstrieren. Auch in der Bayesian Model-based Clustering Analyse (Abbildung 14) zeigt sich, dass beide Rassen einen sehr ähnlichen Anteil an den einzelnen Clustern aufweisen. Darüber hinaus ähneln sich die beiden Rassen auch phänotypisch sehr stark (Mason, 1996). Da sie sowohl phänotypisch als auch genotypisch kaum voneinander zu unterscheiden sind, ist fraglich, ob hier von zwei verschiedenen Rassen zu sprechen ist, wie dies sowohl bei Mason (1996) als auch in der Datenbank der FAO (2000b) erfolgt.

Die Rasse Skopelos weist von allen griechischen Rassen den geringsten Genfluss und die größte genetische Distanz zu den anderen griechischen Rassen auf. Auch bei ihr ist dies als Folge der Isolation aufgrund der Insellage des Habitats (Insel Skopelos) zurückzuführen.

Die drei Inselrassen Anogeiano, Sfakia und Skopelos verdeutlichen, wie stark genetische Drift in Inselpopulationen zu einer Veränderung der Allelfrequenzen führt. In der Rasse Skopelos kann darüber hinaus ein Gründereffekt („founder effect“) vermutet werden, da diese Rasse im Vergleich zu den anderen griechischen Rassen eine geringere Diversität zeigt. Der Einfluss genetischer Drift auf Inselpopulationen konnte bereits bei einer Population Dickhornschafe auf Tiburon Island (Mexiko) gezeigt werden (Hedrick et al., 2001), wobei auch hier ein Gründereffekt nachgewiesen werden konnte.

Im Gegensatz dazu wird augenfällig, dass zwischen der Rasse Orino und Karagouniko ein sehr hoher Genfluss und die geringste genetische Distanz im Vergleich zu den anderen griechischen Rassen bestehen. Die beiden Rassen ähneln sich sowohl phäno- als auch genotypisch sehr stark. Die Rasse Orino zeigt von allen untersuchten Rassen zwar die meisten privaten Allele, diese kommen aber in Frequenzen $< 5\%$ vor. Somit ist auch bei diesen beiden Rassen fraglich, ob beide als getrennt angesehen werden sollten.

Spanien

Die Rasse Segureña, welche von der Rasse Manchega abstammt (Mason, 1996), besitzt hohen Genfluss mit dem Spanischen Merino, zu dem sie darüber hinaus eine geringere genetische Distanz als zum Manchega aufweist. Diese Ähnlichkeit wird ebenfalls in der Clusteranalyse verdeutlicht (Abbildung 14). Sowohl das Segureña als auch das Manchega werden dem Entrefinotyp, der eine Kreuzung zwischen Merino- und Churrorassen darstellt, zugeordnet, was die Ähnlichkeit mit dem Spanischen Merino auf zuchtgeschichtlicher Ebene erklärt. In keiner der Rassen konnte ein kürzlich durchlaufener Flaschenhals detektiert werden. Dies widerspricht der Untersuchung von Álvarez et al. (2004), die in der Rasse Rubio del Molar einen Flaschenhals feststellten.

Türkei

Die genetischen Distanzen fallen zwischen allen türkischen Rassen ähnlich gering aus. Auffällig ist aber ein hoher Genfluss zwischen den Rassen Morkaraman und Akkaraman, der durch die Bayesian Model-based Clustering Analyse (Abbildung 14) bestätigt wird. Obwohl sich diese zwei Rassen phänotypisch unterscheiden (Akkaraman hat rote und Morkaraman weiße Wolle), sind sie genetisch sehr ähnlich. Dies entspricht den Beobachtungen beim Braunen und Weißen Bergschaf, bei dem keine genotypische, wohl aber eine phänotypische Unterscheidung festzustellen war. Auch hier lässt sich dies dadurch erklären, dass nur eine geringe Anzahl von Genen für die Wollfarbe kodiert und dies auf Mikrosatellitenebene nicht zu einer Differenzierung der Rassen führen muss.

Die Hauptkomponentenanalyse und die Bayesian Model-based Clustering Analyse konnten aufzeigen, dass die Rasse Daglıç sich trotz ihres Fettschwanzes nicht eindeutig den Fettschwanzschafen zugeordnet werden kann. Im Gegensatz zu den Karamanrassen besitzt sie lediglich einen kurzen Fettschwanz und unterscheidet sich somit von diesen.

Saudi-Arabien

Auch bei den saudi-arabischen Rassen Heri und Najdi weisen die phylogenetischen Analysen basierend auf Allelfrequenzen und Distanzen darauf hin, dass eine hohe genetische Verwandtschaft zwischen den Rassen besteht, welche sich durch eine hohe Anzahl an Migranten pro Generation bestätigt.

5.7.2 Beziehungen der Rassen zwischen den Ländern

Generell fällt ein hoher Genfluss vorwiegend zwischen den Rassen Albaniens, Griechenlands, Rumäniens und der Türkei auf. Alle vier Länder stehen in einem historisch-politischen Kontext, da sie, teilweise bis Anfang des 20. Jahrhunderts, dem Osmanischen Reich angehörten.

Im Detail besteht ein hoher Genfluss zwischen den albanischen Rassen Bardhoka, Ruda und Shkodrane, den griechischen Rassen Karagouniko und Orino bzw. den Rumänischen Tsigaiia und Turcana, was sich ebenfalls in niedrigen genetischen Distanzen zwischen den Rassen widerspiegelt. Vor allem in der Bayesian Model-based Clustering Analyse (Abbildung 14) zeigt sich, dass die Zackelschafe offenbar kaum von den Ruda- und Tsigaiarassen zu unterscheiden sind. Dies lässt sich insbesondere durch die Zuchtgeschichte dieser Rassen erklären, da die Rudarassen aus Kreuzungen von Zackel- mit Tsigaiarassen hervorgegangen sind (Mason, 1967). Ryder (1983) wies darauf hin, dass die Unterscheidung zwischen Schafen des Zackel- und des Rudatyps nicht so eindeutig ist, wie man bisher vermutete. Die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Schaftypen

untereinander sind also noch heute nachvollziehbar und können somit im Zuge von Erhaltungsmaßnahmen berücksichtigt werden.

Die türkischen Rassen Karayaka und Daglıç zeigen sehr geringe genetische Distanzen und einen hohen Genfluss zum Rumänischen Tsigai (0,029) bzw. Turcana (0,035), was ebenfalls auf eine genetische Ähnlichkeit dieser Rassen hinweist. Dies bestätigt die Aussagen von Ryder (1983), wonach u. a. das Rumänische Tsigai von der türkischen Rasse Kivircik abstammen soll, die von den Türken während der Besatzung in den letzten Jahrhunderten eingeführt wurde. Der Bezug zu türkischen Rassen ist folglich auch bei den rumänischen Rassen nachzuvollziehen.

Die Fettschwanzschafe dieser Untersuchung separieren sich in allen Analysen sehr deutlich von den anderen Rassen. Dies deutet darauf hin, dass der Genfluss zwischen ihnen und den anderen Rassen sehr gering ist und folglich eine starke genetische Differenzierung vorliegt. Die Entwicklung eines Fettschwanzes stellt eine wichtige Anpassung an wärmere Regionen dar. Fettschwanzschafe sind durch ihre Nährstoffvorräte in der Lage, Gebiete auszunutzen, in denen zeitweise kaum Futter zur Verfügung steht. Eine Einkreuzung von Nichtfettschwanzschafen stellt also eine unerwünschte Verschlechterung der Nährstoffversorgung in Randgebieten dar. Behrens et al. (1979) berichten außerdem, dass dünnschwänzige Rassen Fettschwanzschafe in natürlichem Sprung nicht decken können, was eine weitere Erklärung für den fehlenden Genfluss darstellen könnte.

5.8 Beurteilung der eingesetzten statistischen Methoden zur Aufdeckung von Populationsstrukturen

Generell konnten nahezu alle Methoden eine Zweiteilung der Rassen aufzeigen. Die Neighbor-Net Methode vermittelt hierbei keinen Erkenntniszuwachs gegenüber der Neighbor-Joining Methode, jedoch veranschaulicht sie graphisch in Form von parallelen Linien, wie stark sich Gruppen separieren. Die Anzahl der parallelen Linien scheint identisch mit hohen Bootstrap-Werten im Neighbor-Joining Baum zu sein, wie dies beispielsweise bei der Abgrenzung der Fettschwanzschafassen (Heri, Naemi, Najdi, Ossimi, Akkaraman, Morkaraman und Zyprisches Fettschwanzschaf) in Abbildung 9 und 10 deutlich wird.

Keinerlei Berücksichtigung von Mutations- und Evolutionsmechanismen sind als Vorteil der Hauptkomponentenanalyse und der Bayesian Model-based Clustering Analyse hervorzuheben. Die Separierung der Grauen gehörnten Heidschnucke wird am ehesten in der Hauptkomponentenanalyse und im Neighbor-Net deutlich, wobei die Hauptkomponentenanalyse eine weitere detaillierte Unterscheidung der Rassen nur schwer

ermöglicht. Weiterer Vorteil der Bayesian Model-based Clustering Analyse ist die Tatsache, dass Informationen im Vorfeld in die Analysen eingehen können. Dies ermöglicht die Annahme einer beliebigen Anzahl von Subpopulationen, wodurch Strukturen aufgedeckt werden, die durch andere Analysen nicht augenfällig würden. Einen Nachteil stellt jedoch die Tatsache dar, dass im Rahmen einer solch umfassenden Analyse von ca. 1800 Tieren und 31 Genorten eine sehr hohe Anzahl an Iterationen (500.000) gewählt werden muss, so dass die Analysendauer, selbst auf sehr leistungsstarken Rechnern, einige Tage bis Wochen andauert.

Ein weiteres Problem der Bayesian Model-based Clustering Analyse stellt die teilweise schlechte Wiederholbarkeit der Methode für einen kleinen Teil der Rassen dar (Tabelle 18). So wurde zum Beispiel die Rasse Welsh Mountain in vier unabhängigen Läufen unter gleichen Bedingungen („burn-in period“: 500.000, „period of data collection“: 500.000, Anzahl der Subpopulation $K = 5$) zweimal keiner Gruppe, einmal der Gruppe 3 und einmal der Gruppe 4 zugeordnet. Dies kann zu Fehlinterpretationen führen, so dass die Notwendigkeit, mehrere unabhängige Läufe durchzuführen, verdeutlicht wird. Insgesamt fiel dieses Problem in zehn Rassen auf, von denen keine der Gruppe 1, 2 oder 5 zugeordnet wurde (Tabelle 18). Dies deutet darauf hin, dass ein Großteil der Rassen der Gruppen 1, 2 und 5 einen solch eindeutigen Genotyp hat, dass eine Fehlzuordnung nicht stattfindet, während gerade die falsch zugeordneten Rassen der Gruppe 4 (Exmoor Horn, Scottish Blackface, Swaledale und Wrzosowka) häufig der Gruppe 3 zugeteilt wurden. Somit scheinen diese Rassen eine Art Zwischenposition zwischen Gruppe 3 und 4 darzustellen. Unterstützt wird diese Annahme von Worley et al. (2004), die eine gute Wiederholbarkeit der Clusterzuordnung als robuste Zuordnung, die auf eine starke genetische Differenzierung hinweist, interpretierten.

Die Annahme von maximal fünf Subpopulationen in der Bayesian Model-based Clustering Analyse erfolgte, da eine weitere Differenzierung in sechs und mehr Gruppierungen nur noch wenige Rassen zu einem hohen Prozentsatz der jeweiligen Gruppe zuordnen konnte und keine weitere eindeutige Einteilung erfolgte.

5.9 Methoden der Zuordnung von Einzeltieren zu ihrer Ursprungspopulation

Die korrekte Zuordnung der britischen Rassen und der Rassen Graue gehörnte Heidschnucke, Rhönschaf und Wrzosowka (Tabellen 19 und 20) beruht insbesondere auf der Tatsache, dass als Vergleichspopulationen vorwiegend Rassen außerhalb Nordeuropas einbezogen wurden. Da sich vor allem die Graue gehörnte Heidschnucke in allen phylogenetischen und multivariaten Analysen von den anderen Rassen deutlich unterscheiden ließ, können hier auch die meisten korrekten Zuordnungen festgestellt

werden. Des Weiteren weist sie die größte genetische Distanz zu allen anderen Rassen auf, was die gute Zuordnung über die Distanz-basierenden Methoden erklärt. Die schlechte Zuordnung vor allem der Rassen Sfakia, Orino, Shkodrane, Bardhoka, Ruda, Rumänisches Tsigai, Anogeiano und Kefallinias erklärt sich vor allem durch ihre niedrigen genetischen Distanzen zueinander.

Die beste Zuordnung der Rassen konnte auf Basis der Genotypwahrscheinlichkeit erzielt werden, während die Distanz nach Nei D_A die besten Ergebnisse der Distanz-basierenden Methoden lieferte. Dies bestätigt die Untersuchungen von Cornuet et al. (1999), die ebenfalls mit den genannten Methoden die besten Ergebnisse erzielten. Im Durchschnitt konnten nur maximal 21 % der Individuen mit einer Wahrscheinlichkeit von 99 % ihrer Ursprungsrasse zugeordnet werden. Dies ist auf die relativ niedrige genetische Differenzierung der Rassen (F_{ST}) von nur 0,057 zurückzuführen. Bei einem $F_{ST}(W\&C)$ -Wert von 0,057 und durchschnittlich 30 Individuen reichen also 31 Mikrosatellitenmarker nicht aus, um mit einer Wahrscheinlichkeit von 99 % einen hohen Prozentsatz an Individuen der richtigen Rasse zuzuordnen.

Im Gegensatz dazu konnten 73 % der Individuen mit Hilfe der direkten Zuordnung korrekt zugeteilt werden, was die Annahmen von Cornuet et al. (1999) bestätigt, die davon ausgehen, dass bei einem durchschnittlichen F_{ST} -Wert von 5 %, 20 bis 30 Loci und acht bis zehn Individuen ausreichen, um eine korrekte Rassezuordnung durchzuführen.

Eine Ursache der schlechten simulierten Zuordnung kann die hohe Anzahl privater Allele in einigen Markern sein, da dies beim Vorhandensein eines Allels beim Individuum, aber Fehlen des Allels in der Vergleichspopulation zum Ausschluss der richtigen Rasse führt (Cornuet et al., 1999). Als Beispiel sei hier Marker *MAF214* genannt, der von 41 gefundenen 12 private Allele aufweist.

Mit Hilfe des „Breed Assignments“ ist es möglich, Mischindividuen im Sinne von Kreuzungstieren zu identifizieren. Darüber hinaus besteht eine Anwendungsmöglichkeit im Rahmen der Lebensmittelkontrolle, da hierdurch eine Verifizierung von Produkten mit „geschützter Ursprungsbezeichnung“ nach EU-Verordnung 92/2081/EWG erfolgen kann. So wäre es beispielsweise möglich, Fleisch der Grauen gehörnten Heidschnucke, die als „Lüneburger Heidschnucke“ eine „geschützte Ursprungsbezeichnung“ besitzt, mit Hilfe der 31 Mikrosatelliten auf ihren Rasseursprung hin zu untersuchen, wie dies bereits Ginja et al. (2002) mit Hilfe von 29 Mikrosatelliten in portugiesischen Rinderrassen taten.

Im Hinblick auf die Erhaltungswürdigkeit der Schafrassen sei abschließend herausgestellt, dass die genetische Diversität und damit die Ergebnisse dieser Arbeit, nur einen Teilaspekt des Wertes einer Rasse darstellen. Erhaltungsprogramme sollten aber zusätzlich sowohl

ökonomische als auch kulturelle Aspekte berücksichtigen. Aus diesem Grund sollte es längerfristig das Ziel sein, alle Faktoren in die Bewertung einer Rasse einzubeziehen. Eine Möglichkeit hierfür stellt der so genannte „Weitzman approach“ (Thaon d’Arnoldi et al., 1998; Weitzman, 1992, 1993, 1998) dar, welcher sowohl genetische als auch nicht genetische Informationen dazu verwendet, die Diversität einer Gruppe von Rassen zu beurteilen und im Weiteren die Veränderungen ihrer Diversität aufgrund der Änderung des Bedrohungsstatus der Rassen zu beleuchten.

6 Zusammenfassung

Ziel dieser Arbeit war es, eine Evaluierung der verwendeten Mikrosatelliten vorzunehmen, auf ihrer Basis die genetische Vielfalt zwischen und innerhalb von Schafrassen Europas und des Nahen Ostens zu charakterisieren und Populationsstrukturen aufzuzeigen.

Hierfür wurden 57 autochthone und internationale Schafrassen an 31 Mikrosatellitenloci (*BM1329*, *BM1824*, *BM8125*, *DYMS1*, *HUJ616*, *ILSTS005*, *ILSTS011*, *ILSTS28*, *INRA63*, *MAF33*, *MAF65*, *MAF70*, *MAF209*, *MAF214*, *MCM140*, *MCM527*, *OarAE129*, *OarCP34*, *OarCP38*, *OarFCB20*, *OarFCB128*, *OarFCB193*, *OarFCB226*, *OarFCB304*, *OarHH47*, *OarJMP29*, *OarJMP58*, *OarVH72*, *SR-CRSP-1*, *SR-CRSP-5* und *SR-CRSP-9*) untersucht, wobei insgesamt 1748 Tiere aus 15 Ländern in die Untersuchung eingingen. Je Rasse wurden zwischen 17 und 31 unverwandte Tiere analysiert.

Basierend auf den Allelfrequenzen wurden nach Überprüfung des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts und des Kopplungsgleichgewichts genetische Diversitätsparameter (mittlere Anzahl Allele je Rasse und erwartete Heterozygotie unter Annahme des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts) berechnet und die genetische Differenzierung der Rassen mit Hilfe der F-Statistik erfasst. Des Weiteren wurde in allen Rassen das Vorliegen eines Flaschenhalses überprüft und eine Rassezuordnung („Breed Assignment“) durchgeführt. Weiterhin erfolgte auf Basis der genetischen Distanz nach Reynolds (D_R) die Erstellung eines Neighbor-Net und eines phylogenetischen Neighbor-Joining Konsensus-Baums. Schließlich wurden eine Hauptkomponentenanalyse und eine Bayesian Model-based Clustering Analyse durchgeführt und der Genfluss zwischen den Rassen bestimmt. Unter adaptiver Selektion stehende Mikrosatelliten wurden mit Hilfe einer so genannten Ausreißer-Analyse identifiziert.

Die 21 Marker *BM1329*, *BM1824*, *BM8125*, *ILSTS005*, *ILSTS011*, *ILSTS28*, *INRA63*, *MAF33*, *MAF65*, *MAF70*, *MAF209*, *MAF214*, *MCM140*, *OarFCB20*, *OarFCB128*, *OarFCB226*, *OarJMP29*, *OarJMP58*, *OarVH72*, *SR-CRSP-1* und *SR-CRSP-9* können uneingeschränkt für die Verwendung im Rahmen von Diversitätsstudien beim Schaf empfohlen werden, was für sieben weitere in dieser Untersuchung verwendeten Mikrosatellitenmarker nicht der Fall ist. Dazu gehören zum einen die beiden Marker *HUJ616* und *OarCP38*, welche trotz Modifikation der PCR-Bedingungen in ihrer Typisierungseigenschaft sehr unzuverlässig waren. Bei den drei Markern *OarAE129*, *SR-CRSP-5* und *MCM527* gibt es Hinweise auf das Vorliegen von Nullallelen. Für die Mikrosatellitenmarker *OarFCB193*, *OarFCB304* und *HUJ616* konnte im Rahmen der Ausreißer-Analyse ein unter adaptiver Selektion stehendes Verhalten nachgewiesen werden, was eine Kopplung mit verschiedenen Kandidatengenomen vermuten lässt.

Für die drei Marker *BM1329*, *DYMS1* und *OarHH47* wurden in vorhergehenden Studien Kopplungen mit Kandidatengenomen nachgewiesen. Im Rahmen dieser Untersuchung konnte aber keine Selektion an diesen Genorten aufgezeigt werden. Daher erscheinen diese Marker zwar für Diversitätsstudien beim Schaf geeignet, es kann aber davon ausgegangen werden, dass sie nicht neutral sind.

Es wurden insgesamt 564 Allele an den 31 untersuchten Mikrosatellitenloci identifiziert. Alle untersuchten Marker erwiesen sich als polymorph, wobei die Anzahl der Allele zwischen sechs (*SR-CRSP-5*) und 41 (*MAF241*) lag. Die mittlere Anzahl Allele betrug 18,2. Die erwartete Heterozygotie unter Annahme des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts reichte von 0,63 (Exmoor Horn) bis 0,77 (Ruda) und betrug im Mittel 0,72. Die mittlere Anzahl Allele je Rasse reichte von 5,74 in der Grauen gehörnten Heidschnucke bis 9,26 im Rumänischen Tsigai.

Unter Annahme des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts (HWG) konnte für nahezu alle Rassen ein Heterozygotendefizit nachgewiesen werden, welches sowohl auf Inzucht als auch auf Substrukturen innerhalb der Populationen zurückzuführen ist. Weiterhin konnte ein Südost-Nordwest-Diversitätsgefälle aufgezeigt werden. Dies verdeutlicht die Bedeutung des Erhalts der südosteuropäischen Schafrassen, da diese ein „Reservoir“ genetischer Diversität darstellen. Gleichzeitig wiesen verschiedene Analysen (Neighbor-Net, Hauptkomponentenanalyse, Bayesian Model-based Clustering Analyse) auf eine Trennung der nordwest- und westeuropäischen Rassen auf der einen Seite und der südosteuropäischen Rassen (einschließlich der des Nahen Ostens) auf der anderen Seite hin, was durch den Einfluss einer europäischen und einer asiatischen mtDNA-Linie bzw. die unterschiedlichen Ausbreitungswege der Landwirtschaft im Neolithikum erklärt wurde.

Zwischen einer Reihe von Rassen vor allem Südosteuropas (Bardhoka, Ruda, Shkodrane, Karagouniko, Orino, Rumänisches Tsigai, Turcana, Karayaka und Daglic) konnten nur geringe genetische Distanzen nachgewiesen werden, die durch hohen Genfluss verursacht werden. Dies konnte auf den türkischen Einfluss während des Osmanischen Reiches zurückgeführt werden. Des Weiteren zeigten einige Rassen (z.B. Skopelos) deutliche Hinweise auf Gründereffekte.

Die Bayesian Model-based Clustering Analyse ermöglichte es trotz Abweichungen vom HWG verdeckte Populationsstrukturen aufzuspüren, Ähnlichkeiten zwischen Rassen darzustellen und Einflüsse anderer Rassen nachzuvollziehen. So konnte unter Annahme von zwei Subpopulation eine geographische Trennung der Rassen dargestellt werden, während bei Erhöhung der Anzahl von Subpopulationen auf drei bis fünf eine Trennung der Rassen anhand des Phänotyps erfolgte. Da die Analyse unabhängig von jeglichen

Annahmen über Mutationsmechanismen ist, stellt sie ein wichtiges Instrument zur Beurteilung der Einzigartigkeit verschiedener Rassen dar und kann somit einen bedeutenden Beitrag für Entscheidungen im Rahmen von Erhaltungsmaßnahmen leisten.

Ein durchschnittlicher $F_{ST}(W\&C)$ -Wert von 0,057 demonstrierte eine mäßige, aber höchst signifikante genetische Differenzierung der Schafrassen, so dass es im Rahmen der Rassezuordnung („Breed Assignment“) deutliche Unterschiede in der Zuverlässigkeit der Zuordnung gab. In den stark differenzierten Rassen Graue gehörnte Heidschnucke und Rhönschaf, polnisches Wrzosowka und den britischen Rassen Scottish Blackface, Swaledale, Exmoor Horn wurden alle Individuen ihrer richtigen Ursprungsrasse zugeordnet. Weniger differenzierte Rassen Südosteuropas wurden nur unzureichend zugeordnet. Dies deutet darauf hin, dass 31 Mikrosatellitenmarker zwar bei genetisch stark differenzierten Rassen für eine korrekte Rassezuordnung ausreichen, nicht aber, um genetisch gering differenzierte Rassen wie die Südosteuropas zu unterscheiden.

Weiterhin wurde gezeigt, dass phänotypische und genetische Diversität sehr häufig nicht übereinstimmen. So ähneln sich die beiden zu den Heideschafen zählenden Rassen Graue gehörnte Heidschnucke und polnisches Wrzosowka phänotypisch sehr stark. Anhand der genetischen Analysen zeigte sich aber eine klare Differenzierung. Im Gegensatz dazu ähneln sich Rassen wie die griechischen Sfakia und Anogeiano sowohl phänotypisch als auch genotypisch. Auf der anderen Seite unterscheiden sich die türkischen Rassen Morkaraman und Akkaraman zwar phänotypisch, es konnte aber gezeigt werden, dass sie sich genotypisch sehr stark ähneln. Dies beweist die Notwendigkeit der Einbeziehung genetischer Information in die Etablierung von Erhaltungsprogrammen, sei es, wie in dieser Arbeit erfolgt, auf Basis von Mikrosatelliten oder ergänzend auf Basis von SNPs, mitochondrialer DNA und Y-chromosomaler Information.

7 Summary

The aim of the study was to evaluate the microsatellite markers for future diversity studies, to characterise the genetic diversity within and among European and Near Eastern sheep breeds and to assess population structures.

Therefore 57 autochthonous and cosmopolitan sheep breeds were genotyped for 31 microsatellite markers (*BM1329*, *BM1824*, *BM8125*, *DYMS1*, *HUJ616*, *ILSTS005*, *ILSTS011*, *ILSTS28*, *INRA63*, *MAF33*, *MAF65*, *MAF70*, *MAF209*, *MAF214*, *MCM140*, *MCM527*, *OarAE129*, *OarCP34*, *OarCP38*, *OarFCB20*, *OarFCB128*, *OarFCB193*, *OarFCB226*, *OarFCB304*, *OarHH47*, *OarJMP29*, *OarJMP58*, *OarVH72*, *SR-CRSP-1*, *SR-CRSP-5* and *SR-CRSP-9*). A total of 1748 sheep samples from 15 countries were analysed. Sample sizes ranged from 17 to 31 unrelated animals per breed.

Based on allele frequencies the whole dataset was checked for deviations from Hardy-Weinberg equilibrium and for linkage disequilibrium. To measure within population diversity, the mean number of alleles per breed as well as the expected heterozygosity assuming Hardy-Weinberg equilibrium was estimated. F-statistics was applied to characterise genetic differentiation. Based on Reynolds genetic distance a neighbor-net and a neighbour-joining consensus-tree were constructed. In addition all breeds were checked for recently experienced bottlenecks and breeds assigned to their population of origin. For further analyses of population structure a principal component and a Bayesian model-based clustering analysis were performed. In addition gene flow between breeds was determined. In order to detect signs of adaptation, an outlier analysis was carried out.

Twenty-one markers (*BM1329*, *BM1824*, *BM8125*, *ILSTS005*, *ILSTS011*, *ILSTS28*, *INRA63*, *MAF33*, *MAF65*, *MAF70*, *MAF209*, *MAF214*, *MCM140*, *OarFCB20*, *OarFCB128*, *OarFCB226*, *OarJMP29*, *OarJMP58*, *OarVH72*, *SR-CRSP-1* and *SR-CRSP-9*) can be recommended for diversity studies in sheep without any restrictions, while seven markers cannot. First, microsatellites *HUJ616* and *OarCP38* behaved very unreliable within PCR-amplification despite of modification of PCR-conditions. Markers *OarAE129*, *SR-CRSP-5* and *MCM527* are suspected to have null alleles, while the outlier analysis revealed signatures of adaptive selection for markers *OarFCB193*, *OarFCB304* and *HUJ616*, pointing at possible linkage to several candidate genes.

In former studies linkage with different candidate genes has been demonstrated for markers *BM1329*, *DYMS1* and *OarHH47*. However, within this study no signs of selection were detected. Therefore these markers are suitable for diversity studies in sheep, but it has to be kept in mind that they cannot be considered neutral.

A total of 564 alleles were detected at the 31 microsatellite loci analysed. All microsatellite

markers were polymorphic with the number of alleles ranging from six (*SR-CRSP-5*) to 41 (*MAF241*). The average number of alleles per marker was 18.2. The within-breed unbiased expected heterozygosity assuming Hardy-Weinberg equilibrium varied between 0.63 in the British Exmoor Horn and 0.77 in Romanian Ruda. Across all breeds expected heterozygosity averaged 0.72. The mean number of alleles per breeds varied from 5.74 in German Grey Heath to 9.26 in Romanian Tsigai.

Assuming Hardy-Weinberg equilibrium, a heterozygote deficiency was observed for almost all breeds, which was due to inbreeding and substructures within populations. Furthermore a Southeastern-Northwestern diversity decline was demonstrated, showing that in particular Southeastern European breeds form a reservoir of genetic diversity in sheep. In addition several analyses (neighbor-net, principal component analysis and Bayesian model-based clustering analysis) revealed a clear distinction of Northwestern and Western European breeds on the one hand and Southeastern European breeds (including Near Eastern breeds) on the other hand. This pattern was explained by the influence of a European and an Asian mtDNA-lineage or the spread of agriculture during Neolithic times. Several breeds from Southeastern Europe (Albania, Romania, Greece, and Turkey) showed low genetic distances caused by a high gene flow, which was explained by the Turkish influence during the Ottoman Empire. Furthermore some sheep breeds revealed a founder effect, e. g. Greek Skopelos.

Despite deviations from Hardy-Weinberg equilibrium Bayesian model-based clustering analysis identified hidden population structures, revealed genetic similarities among breeds and influence of different breeds on each other. Assuming two subpopulations revealed a geographical pattern while assuming three to five subpopulations showed a distinction based on phenotype. The advantage of this analysis is its independence of particular mutation models and it therefore presents a suitable tool to evaluate the uniqueness of a breed. Hence it contributes to decision making within conservation programmes.

A mean $F_{ST}(W\&C)$ -value of 0.057 indicated a moderate, but highly significant genetic differentiation among breeds. Therefore breed assignment tests achieved very diverse results. In clearly differentiated breeds like German Grey Heath and Rhoensheep, Polish Wrzosowka and British Scottish Blackface, Swaledale and Exmoor Horn all individuals were assigned to the right breed. Less differentiated breeds of Southeastern Europe were very poorly assigned. This implicates that 31 microsatellite markers are sufficient for clearly differentiated breeds but unsuitable to assign individuals that are less differentiated like Southeastern European sheep breeds.

In addition it was demonstrated that phenotypic and genotypic diversity very often do not coincide. While, for example, the German Grey Heath as well as the Polish Wrzosowka

belong to the same group of sheep (heath sheep) and are phenotypically very much alike, genetic analyses showed clear differentiation. In contrast the two Greek sheep breeds Sfakia and Anogeiano resemble each other phenotypically as well as genotypically. On the other hand the Turkish breeds Akkaraman and Morkaraman differ in phenotype but genetic analysis revealed clear similarity. These results point at the importance of including genetic information in terms of microsatellites, SNPs, mitochondrial DNA or Y-chromosomal information in the decision making of conservation programmes.

8 Literaturverzeichnis

- ACHMANN, R., CURIK, I., DOVC, P., KAVAR, T., BODO, I., HABE, F., MARTI, E., SOLKNER, J. and BREM, G. (2004): Microsatellite diversity, population subdivision and gene flow in the Lipizzan horse. *Anim. Genet.* 35, 285-292.
- ÁLVAREZ, I., ROYO, L.J., FERNÁNDEZ, I., GUTIÉRREZ, J.P., GÓMEZ, E. and GOYACHE, F. (2004): Genetic relationships and admixture among sheep breeds from Northern Spain assessed using microsatellites. *J. Anim. Sci.* 82, 2246-2252.
- AMMERMAN, A. and CAVALLI-SFORZA, L.L. (1984). The Neolithic transition and the genetics of populations in Europe. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- ARANGUREN-MENDEZ, J., JORDANA, J. and GOMEZ, M. (2001): Genetic diversity in Spanish donkey breeds using microsatellite DNA markers. *Genet. Sel. Evol.* 33, 433-442.
- AREVALO, E., HOLDER, D.A., DERR, J.N., BHEBHE, E., LINN, R.A., RUVUNA, F., DAVIS, S.K. and TAYLOR, J.F. (1994): Caprine microsatellite dinucleotide repeat polymorphisms at the *SR-CRSP-1*, *SR-CRSP-2*, *SR-CRSP-3*, *SR-CRSP-4* and *SR-CRSP-5* loci. *Anim. Genet.* 25, 202.
- ARORA, R. and BHATIA, S. (2004): Genetic structure of Muzzafarnagri sheep based on microsatellite analysis. *Small Ruminant Res.* 54, 227-230.
- ARRANZ, J.J., BAYON, Y. and SAN PRIMITIVO, F. (1998): Genetic relationships among Spanish sheep using microsatellites. *Anim. Genet.* 29, 435-440.
- ARRANZ, J.J., BAYON, Y. and SAN PRIMITIVO, F. (2001a): Genetic variation at microsatellite loci in Spanish sheep. *Small Ruminant Res.* 39, 3-10.
- ARRANZ, J.J., BAYON, Y. and SAN PRIMITIVO, F. (2001b): Differentiation among Spanish sheep breeds using microsatellites. *Genet. Sel. Evol.* 33, 529-542.
- BALL, A.O. and CHAPMAN, R.W. (2003): Population genetic analysis of white shrimp, *Litopenaeus setiferus*, using microsatellite genetic markers. *Mol. Ecol.* 12, 2319-2330.
- BALLOUX, F. and LUGON-MOULIN, N. (2002): The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Mol. Ecol.* 11, 155-165.
- BARKER, J.S.F., TAN, S.G., MOORE, S.S., MUKHERJEE, T.K., MATHESON, J.-L. and SELVARAJ, O.S. (2001): Genetic variation within and relationships among populations of Asian goats (*Capra hircus*). *J. Anim. Breed. Genet.* 118, 213-233.
- BARTON, N.H. (2000): Genetic hitchhiking. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 355, 1553-1562.
- BAUMUNG, R., SIMIANER, H. and HOFFMANN, I. (2004): Genetic diversity studies in farm animals - a survey. *J. Anim. Breed. Genet.* 121, 361-373.
- BEAUMONT, M. and BALDING, D.J. (2004): Identifying adaptive genetic divergence among populations from genome scans. *Mol. Ecol.* 13, 969-980.
- BEAUMONT, M. and BRUFORD, M. (1999): Microsatellites in conservation genetics. In: *Microsatellites - Application and evolution*. Eds.: D. B. Goldstein and C. Schlötterer. Oxford University Press, Oxford, 165-180.
- BEAUMONT, M. and RANNALA, B. (2004): The Bayesian revolution in genetics. *Nature Rev. Genet.* 5, 251-261.

- BEAUMONT, M.A. and NICHOLS, R.A.** (1996): Evaluating loci for use in the genetic analysis of population structure. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 263, 1619-1626.
- BEHRENS, H., DOEHNER, H., SCHEELJE, R. und WABMUTH, R.** (1979). *Lehrbuch der Schafzucht*. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- BEHRENS, H., HAMANN, K.T. und SEEFELDT, G.** (1982). *Die graue gehörnte Heidschnucke*. Kommunalverlag Lüneburger Heide, Melbeck.
- BEIER, H.** (1984), Untersuchungen über 70 Jahre organisierte Rhönschafzucht und die sich daraus ergebenden Folgerungen für die Zukunft der Rasse. Dissertation Fachbereich Veterinärmedizin und Tierzucht, Justus-Liebig-Universität Gießen.
- BELKHIR, K., BORSA, P., GOUDET, J., CHIKHI, L. and BONHOMME, F.** (2004). GENETIX, Version 4.05.2, logiciel sous Windows™ pour la génétique des populations. <http://www.univ-montp2.fr/~genetix/genetix/genetix.htm>. Stand: 29.05.05.
- BENECKE, N.** (1994). *Der Mensch und seine Haustiere*. Konrad Theiss Verlag GmbH & Co, Stuttgart.
- BHEBHE, E., KOGI, J., HOLDER, D.A., AREVALO, E., DERR, J.N., LINN, R.A., RUVUNA, F., DAVIS, S.K. and TAYLOR, J.F.** (1994): Caprine microsatellite dinucleotide repeat polymorphisms at the *SR-CRSP-6*, *SR-CRSP-7*, *SR-CRSP-8*, *SR-CRSP-9* and *SR-CRSP-10* loci. *Anim. Genet.* 25, 203.
- BIELAWSKI, J.P., DUNN, K.A., SABEHI, G. and BÉJÀ, O.** (2004): Darwinian adaptation of proteorhodopsin to different light intensities in the marine environment. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101, 14824-14829.
- BISHOP, M.D., KAPPES, S.M., KEELE, J.W., STONE, R.T., SUNDEN, S.L.F., HAWKINS, G.A., SOLINAS-TOLDO, S., FRIES, R., GROSZ, M.D., YOO, J. and BEATTIE, C.W.** (1994): A genetic linkage map for cattle. *Genetics* 136, 619-639.
- BJØRNSTAD, G., GUNBY, E. and ROED, K.H.** (2000): Genetic structure of Norwegian horse breeds. *J. Anim. Breed. Genet.* 117, 307-317.
- BLAHNTA, B., CIURUS, J., DANKOWSKI, A., GUT, A., LANDOWSKI, A., MARTYNIUK, E., NIZNIKOWSKI, R., OSIKOWSKI, M., PUCHELA, B., PUSZKIN-DUBICKA, B., STANISZAKIS, O., SZCZEPANSKI, W., SZYSZKO, K., WTODARCZAK, M., WOJTOWSKI, J. and ZALEWSKA, S.** (1988). *Polnische Schafe*. Gorenjski Tisk, Kranj, Jugoslawien.
- BLOTT, S.C., WILLIAMS, J.L. and HALEY, C.S.** (1999): Discriminating among cattle breeds using genetic markers. *Heredity* 82, 613-619.
- BÖKÖNYI, S.** (1976): Development of early stock rearing in the Near East. *Nature* 264, 19-23.
- BOTSTEIN, D., WHITE, R.L., SKOLNICK, M. and DAVIS, R.W.** (1980): Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *Am. J. Hum. Genet.* 32, 314-331.
- BREZINSKY, L., KEMP, S.J. and TEALE, A.J.** (1993a): *ILSTS005*: a polymorphic bovine microsatellite. *Anim. Genet.* 24, 73.
- BREZINSKY, L., KEMP, S.J. and TEALE, A.J.** (1993b): Five polymorphic bovine microsatellites (*ILSTS010-014*). *Anim. Genet.* 24, 75-76.

- BROOKFIELD, J.F.Y.** (1996): A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency. *Mol. Ecol.* 5, 453-455.
- BROWNSTEIN, M.J., CARPTEN, J.D. and SMITH, J.R.** (1996): Modulation of non-templated nucleotide addition by *Taq* DNA-Polymerase: Primer modifications that facilitate genotyping. *Biotechniques* 20, 1004-1010.
- BRUFORD, M.** (2004): Conservation genetics of UK livestock: from molecules to management. In: *Farm animal genetic resources*. Eds.: G. Simm, B. Villanueva and S. Townsend. University of Nottingham Press, Nottingham, 151-169.
- BRUFORD, M., BRADLEY, D.G. and LUIKART, G.** (2003): DNA markers reveal the complexity of livestock domestication. *Nature* 4, 900-910.
- BRYANT, D. and MOULTON, V.** (2004): Neighbor-Net: An agglomerative method for the construction of phylogenetic networks. *Mol. Biol. Ecol.* 21, 255-266.
- BUCHANAN, F.C. and CRAWFORD, A.M.** (1992a): Ovine dinucleotide repeat polymorphism at the *MAF209* locus. *Anim. Genet.* 23, 183.
- BUCHANAN, F.C. and CRAWFORD, A.M.** (1992b): Ovine dinucleotide repeat polymorphism at the *MAF70* locus. *Anim. Genet.* 23, 185.
- BUCHANAN, F.C. and CRAWFORD, A.M.** (1992c): Ovine dinucleotide repeat polymorphism at the *MAF33* locus. *Anim. Genet.* 23, 186.
- BUCHANAN, F.C. and CRAWFORD, A.M.** (1993): Ovine Microsatellite at the *OarFCB11*, *OarFCB128*, *OarFCB193*, *OarFCB266*, *OarFCB304* loci. *Anim. Genet.* 24, 145.
- BUCHANAN, F.C., GALLOWAY, S.M. and CRAWFORD, A.M.** (1994): Ovine microsatellites at the *OarFCB5*, *OarFCB19*, *OarFCB20*, *OarFCB48*, *OarFCB129* and *OarFCB226* loci. *Anim. Genet.* 25, 60.
- BUCHANAN, F.C., SWARBRICK, P.A. and CRAWFORD, A.M.** (1992): Ovine dinucleotide repeat polymorphism at the *MAF65* locus. *Anim. Genet.* 23, 85.
- BUITKAMP, J., FILMETHER, P., STEAR, M.J. and EPPLEN, J.T.** (1996): Class I and class II major histocompatibility complex alleles are associated with faecal egg counts following natural, predominantly *Ostertagia circumcincta* infection. *Parasitol. Res.* 82, 693-696.
- CALLEN, D.F., THOMPSON, A.D., SHEN, Y., PHILLIPS, H.A., RICHARDS, R.I., MULLEY, J.C. and SUTHERLAND, G.R.** (1993): Incidence and origin of "null" alleles in the (AC)_n microsatellite markers. *Am. J. Hum. Genet.* 52, 922-927.
- CAÑON, J., ALEXANDRINO, P., BESSA, I., CARLEOS, C., CARRETERO, Y., DUNNER, S., FERRAN, N., GARCIA, D., JORDANA, J., LALOE, D., PEREIRA, A., SANCHEZ, A. and MOAZAMI-GOUDARZI, K.** (2001): Genetic diversity measures of local European beef cattle breeds for conservation purposes. *Genet. Sel. Evol.* 33, 311-332.
- CAÑON, J., CHECA, M.L., CARLEOS, C., VEGA-PLA, J.L., VALLEJO, M. and DUNNER, S.** (2000): The genetic structure of Spanish Celtic horse breeds inferred from microsatellite data. *Anim. Genet.* 31, 39-48.
- CAVALLI-SFORZA, L.L.** (1966): Population structure and human evolution. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 164, 362-379.
- CAVALLI-SFORZA, L.L. and EDWARDS, A.W.** (1967): Phylogenetic analysis. Models and estimation procedures. *Am. J. Hum. Genet.* 19, Suppl 19, 233.

- CHAKRABORTY, R., DE ANDRADE, M., DAIGER, S.P. and BUDOWLE, B.** (1992): Apparent heterozygote deficiencies observed in DNA typing data and their implications in forensic applications. *Ann. Hum. Genet.* 56 (Pt 1), 45-57.
- CHANDLER, R.L.** (1952): Comparative tolerance of West African N'dama cattle to trypanosomiasis. *Ann. Trop. Med. Parasitol.* 46, 127-134.
- CHANDLER, R.L.** (1958): Studies of the tolerance of N'dama cattle to trypanosomiasis. *J. Comp. Pathol.* 68, 253-260.
- COCKETT, N.E.** (2003): Current status of the ovine genome map. *Cytogenet. Genome Res.* 102, 76-78.
- CORNUET, J.-M., PIRY, S., LUIKART, G., ESTOUP, A. and SOLIGNAC, M.** (1999): New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. *Genetics* 153, 1989-2000.
- CORNUET, J.M. and LUIKART, G.** (1996): Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* 144, 2001-2014.
- CRAWFORD, A.M., DODDS, K.G., EDE, A.J., PIERSON, C.A., MONTGOMERY, G.W., GARMONSWAY, H.G., BEATTIE, A.E., DAVIES, K., MADDOX, J.F., KAPPES, S.W. and.** (1995): An autosomal genetic linkage map of the sheep genome. *Genetics* 140, 703-724.
- DAVIS, G.H.** (2005): Major genes affecting ovulation rate in sheep. *Genet. Sel. Evol.* 37 Suppl 1, S11-S23.
- DE GORTARI, M.J., FREKING, B.A., CUTHBERTSON, R.P., KAPPES, S.M., KEELE, J.W., STONE, R.T., LEYMASTER, K.A., DODDS, K.G., CRAWFORD, A.M. and BEATTIE, C.W.** (1998): A second-generation linkage map of the sheep genome. *Mamm. Genome* 9, 204-209.
- DI RIENZO, A., PETERSON, A.C., GARZA, J.C., VALDÈS, A.M., SLATKIN, M. and FREIMER, N.B.** (1994): Mutational processes of simple-sequence repeat loci in human populations. *Proc. Am. Soc. Anim. Sci.* 91, 3166-3170.
- DIEZ-TASCÓN, C., LITTLEJOHN, R.P., ALMEIDA, P.A. and CRAWFORD, A.M.** (2000): Genetic variation within the Merino sheep breeds: analysis of closely related populations using microsatellites. *Anim. Genet.* 31, 243-251.
- DOBI, P.** (2005), persönliche Mitteilung.
- DOMINIK, S.** (2005): Quantitative trait loci for internal nematode resistance in sheep: a review. *Genet. Sel. Evol.* 37 Suppl 1, S83-S96.
- ECHARD, G., BROAD, T.E., HILL, D. and PEARCE, P.** (1994): Present status of the ovine gene map (*Ovis aries*); comparison with the bovine map (*Bos taurus*). *Mamm. Genome* 5, 324-332.
- EDE, A.J. and CRAWFORD, A.M.** (1995): Mutations in the sequence flanking the microsatellite at the *Kap8* locus prevent the amplification of some alleles. *Anim. Genet.* 26, 43-44.
- EDE, A.J., PIERSON, C.A. and CRAWFORD, A.M.** (1995): Ovine Microsatellites at the *OarCP34*, *OarCP43*, *OarCP49*, *OarCP73*, *OarCP79* and *OarCP99* loci. *Anim. Genet.* 26, 130.

- EDING, J.U. and LAVAL, G.** (1999): Measuring genetic uniqueness in livestock. In: Genebanks and the conservation of farm animal genetic resources. Ed. J. K. Oldenbroek. Institute for Animal Science and Health, Lelystad, 33-58.
- EDWARDS, A., CIVITELLO, A., HAMMOND, H.A. and CASKEY, C.T.** (1991): DNA typing and genetic mapping with trimeric and tetrameric tandem repeats. *Am. J. Hum. Genet.* 49, 746-756.
- ESTOUP, A. and CORNUET, J.M.** (1999): Microsatellite evolution: inferences from population data. In: *Microsatellites - Evolution and application*. Eds.: D. B. Goldstein and C. Schlötterer. Oxford University Press, Oxford, 49-64.
- EWEN, K.R., BAHLO, M., TRELOAR, S.A., LEVINSON, D.F., MOWRY, B., BARLOW, J.W. and FOOTE, S.J.** (2000): Identification and analysis of error types in high-throughput genotyping. *Am. J. Hum. Genet.* 67, 727-736.
- EWENS, W.J.** (1972): The sampling theory of selectively neutral alleles. *Theor. Popul. Biol.* 3, 87-112.
- FALCONER, D.S.** (1960). *Introduction to quantitative genetics*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- FALGE, R., TERLETZKI, V., MENDEL, C., GRUMBACH, S., GERDES, K., CARNWATH, J. und NIEMANN, H.** (1999): Schätzung des mittleren Heterozygotiegrades aus DNA-Fingerprints bei einheimischen Landschaftsrassen des norddeutschen und süddeutschen Raumes. *Züchtungskunde* 71, 147-157.
- FAN, B., WANG, Z.G., LI, Y.J., ZHAO, X.L., LIU, B., ZHAO, S.H., YU, M., LI, M.H., CHEN, S.L., XIONG, T.A. and LI, K.** (2002): Genetic variation analysis within and among Chinese indigenous swine populations using microsatellite markers. *Anim. Genet.* 33, 422-427.
- FAO** (1998a). Secondary guidelines for Development of National Farm Animal Genetic Resources Management plans: Measurement of Domestic Animal Diversity (MoDAD): Recommended microsatellite markers. Food and Agriculture Organization, Rome. <http://dad.fao.org/en/refer/library/guidelin/marker.pdf>.
- FAO** (1998b). Secondary Guidelines for Development of National Farm Animal Genetic Resources Management Plans: Management of small populations at risk. Food and Agriculture Organization, Rome. <http://dad.fao.org/en/refer/library/guidelin/sml-popn.pdf>.
- FAO** (1999). *The Global Strategy for the Management of Farm Animal Genetic Resources*. Food and Agriculture Organization, Rome.
- FAO** (2000a). World Watch List for Domestic Animal Diversity. Food and Agriculture Organization, Rome. <http://dad.fao.org/en/refer/library/wwl/wwl3.pdf>.
- FAO** (2000b). Domestic Animal Diversity Information System (DAD-IS 2.0). <http://dad.fao.org/en/Home.htm>. Stand: 29.04.05.
- FAOSTAT** (1999). FAO statistical databases. <http://apps.fao.org/>. Stand: 29.03.05.
- FARID, A., O'REILLY, E., DOLLARD, C. and KELSEY, C.R.** (2000): Genetic analysis of ten sheep breeds using microsatellite markers. *Can. J. Anim. Sci.* 80, 9-17.
- FELSENSTEIN, J.** (1985): Confidence limits on phylogenies: An approach using the Bootstrap. *Evolution* 35, 783-791.

- FELSENSTEIN, J.** (2004). PHYLIP-Phylogeny Inference Package. <http://evolution.genetics.washington.edu/phylip.html>. Stand: 29.03.05.
- FÉSUS, L., SEIBOLD, R., AL DABBAGH, A. und TAKÁCS, E.** (1992): Untersuchung der genetischen Beziehungen zwischen verschiedenen Restpopulationen des Zaupelschafs. *Arche Nova* 1, 26-27.
- FORBES, S.H., HOGG, J.T., BUCHANAN, F.C., CRAWFORD, A.M. and ALLENDORF, F.W.** (1995): Microsatellite evolution in congeneric mammals: domestic and bighorn sheep. *Mol. Biol. Ecol.* 12, 1106-1113.
- GANDINI, G.C. and VILLA, E.** (2003): Analysis of the cultural value of local livestock breeds: a methodology. *J. Anim. Breed. Genet.* 120, 1-11.
- GEORGOUDIS, A.** (2004), persönliche Mitteilung.
- GINJA, C., PENEDO, M.C.T., MATEUS, J., RAGEL-FIGUEIREDO, T. and MATOS, J.** (2002). Breed assignment in indigenous Portuguese cattle breeds as a tool for certification of meat products. In: Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Montpellier, Frankreich, 19. - 23. August 2002, Session 22, Abstract No. 22-10.
- GINOT, F., BORDELAIS, I., NGUYEN, S. and GYAPAY, G.** (1996): Correction of some genotyping errors in automated fluorescent microsatellite analysis by enzymatic removal of one base overhang. *Nucleic Acids Res.* 24, 540-541.
- GLAUBITZ, J.C.** (2003). CONVERT: A user-friendly program to reformat diploid genotypic data for commonly used population genetic software packages. <http://www.agriculture.purdue.edu/fnr/html/faculty/Rhodes/Students%20and%20Staff/glaubitz/software.htm>. Stand: 29.03.05.
- GLOWATZKI-MULLIS, M.-L., GAILLARD, C., WIGGER, G. and FRIES, R.** (1995): Microsatellite-based parentage control in cattle. *Anim. Genet.* 26, 7-12.
- GOLDSTEIN, D.B. and POLLOCK, D.D.** (1997): Launching Microsatellites: A review of mutation processes and methods of phylogenetic inference. *J. Hered.* 88, 335-342.
- GOUDET, J.** (1995): FSTAT (V 2.9.3): a computer programme to calculate F-statistics (<http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>). *J. Hered.* 8, 485-486.
- GOUDET, J.** (2001). FSTAT: a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. Version 2.9.3. <http://www.unil.ch/izea/softwares/fstat.html>.
- GRZIMEK, B.** (1988): Paarhufer (Artyodactyla, Haussäugetiere, Säugetiere im Zoo): Schafe (Gattung *Ovis*). In: Grzimeks Enzyklopädie Säugetiere. Band 5. Kindler Verlag GmbH, München, 544-560.
- GUO, S.W. and THOMPSON, E.A.** (1992): Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics* 48, 361-372.
- HAGEN, H.** (1926). Die graue gehörnte Heidschnucke, ihre Eigenschaften und ihr Wert. Verlag M. & H. Schaper, Hannover.
- HAIG, S.M., GRATTO-TREVOR, C.L., MULLINS, T.D. and COLWELL, M.A.** (1997): Population identification of western hemisphere shorebirds throughout the annual circle. *Mol. Ecol.* 6, 347-354.
- HALL, J.G. and BRADLEY, D.G.** (1995): Conserving livestock breed biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 10, 267-270.

- HAMMOND, E.L., LYMBERY, A.J., MARTIN, G.B., GROTH, D. and WETHERALL, J.D.** (2002): Microsatellite analysis of genetic diversity in wild and farmed Emus (*Dromaius novaehollandiae*). J. Hered. 93, 376-380.
- HAMMOND, K. and LEITCH, H.** (1995). The FAO Global Programme for the Management of Farm Animal Genetic Resources. In: Proceedings of the Beltsville Symposia in Agricultural Research. XX. Biotechnology's role in the genetic improvement of farm animals, Beltsville, USA, 14. - 17. Mai 1995, 24-42.
- HANCOCK, J.M.** (1999): Microsatellites and other simple sequences: genomic context and mutational mechanisms. In: Microsatellites - Evolution and application. Ed. D. B. Goldstein und C. Schlötterer. Oxford University Press, Oxford, 1-6.
- HANOTTE, O. and JIANLIN, H.** (2005). Genetic characterization of livestock populations and its use in conservation decision-making. In: Proceedings of the International Workshop "The role of biotechnology for the characterisation and conservation of crop, forestry, animal and fishery genetic resources, Villa Gualino, Turin, Italien, 5. - 7. März 2005, 131-142.
- HARTUNG, J. and ELPELT, B.** (1999). Multivariate Statistik. Oldenbourg Verlag, München.
- HEDRICK, P.W.** (1999): Perspective: Highly variable loci and their interpretation in evolution and conservation. Evolution 53, 313-318.
- HEDRICK, P.W., GUTIERREZ-ESPELETA, G.A. and LEE, R.N.** (2001): Founder effect in an island population of bighorn sheep. Mol. Ecol. 10, 851-857.
- HENEGARIU, O., HEEREMA, N.A., DLOUHY, S.R., VANCE, G.H. and VOGT, P.H.** (1997): Multiplex PCR: critical parameters and step-by-step protocol. Biotechniques 23, 504-511.
- HENRY, H.M., PENTY, J.M., PIERSON, C.A. and CRAWFORD, A.M.** (1993): Ovine microsatellites at the *OarHH35*, *OarHH41*, *OarHH44*, *OarHH47* and *OarHH64* loci. Anim. Genet. 24, 222.
- HERRE, W. und RÖHRS, M.** (1990). Haustiere - zoologisch gesehen. Gustav Fischer, Stuttgart & New York.
- HEYEN, D.W., BEEVER, J.E., DA, Y., EVERT, R.E., GREEN, C., BATES, S.R.E., ZIEGLE, J.S. and LEWIN, H.A.** (1997): Exclusion probabilities of 22 bovine microsatellite markers in fluorescent multiplexes for semi-automated parentage testing. Anim. Genet. 28, 21-27.
- HIENDLEDER, S., KAUPÉ, B., WABMUTH, R. and JANKE, A.** (2002): Molecular analysis of wild and domestic sheep questions current nomenclature and provides evidence for domestication from two different subspecies. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 269, 893-904.
- HIENDLEDER, S., LEWALSKI, H., WABMUTH, R. and JANKE, A.** (1998a): The complete mitochondrial DNA sequence of the domestic sheep (*Ovis aries*) and comparison with the other major ovine haplotype. J. Mol. Evol. 47, 441-448.
- HIENDLEDER, S., MAINZ, K., PLANTE, Y. and LEWALSKI, H.** (1998b): Analysis of mitochondrial DNA indicates that domestic sheep are derived from two different ancestral maternal sources: No evidence for contributions from Urial and Argali Sheep. J. Hered. 89, 113-120.

- HOLM, L.E., LOESCHKE, V. and BENDIXEN, C.** (2001): Elucidation of the molecular basis of a null allele in a rainbow trout microsatellite. *Mar. Biotechnol.* 3, 555-560.
- HULME, D.J., SMITH, A.J., SILK, J.P., REDWIN, J.M. and BEH, K.J.** (1995): Polymorphic sheep microsatellites at the *McM2*, *McM131*, *McM135*, *McM136*, *McM140*, *McM200*, *McM214*, *McM373*, *McM505*, *McM507* and *McM512* loci. *Anim. Genet.* 26, 369-370.
- HUNTER, N., MOORE, L., HOSIE, B.D., DINGWALL, W.S. and GREIG, A.** (1997): Association between natural scrapie and PrP genotype in a flock of Suffolk sheep in Scotland. *Vet. Rec.* 140, 59-63.
- HUSON, D.H.** (1998): SplitsTree - analyzing and visualizing evolutionary data. *Bioinformatics* 14, 68-73.
- IBEAGHA-AWEMU, E.M. and ERHARDT, G.** (2005): Genetic structure and differentiation of 12 African *Bos indicus* and *Bos taurus* cattle breeds, inferred from protein and microsatellite polymorphisms. *J. Anim. Breed. Genet.* 122, 12-20.
- IRION, D.N., SCHAFFER, A.L., FAMULA, T.R., EGGLESTON, M.L., HUGHES, S.S. and PEDERSEN, N.C.** (2003): Analysis of genetic variation in 28 dog breed populations with 100 microsatellite markers. *J. Hered.* 94, 81-87.
- JANSSEN, M., WEIMANN, C., BRANDT, H., GAULY, M. and ERHARDT, G.** (2004): Parasitological parameters after artificial infections with *Haemonchus contortus* in Merinoland sheep and its association to genetic markers on chromosome 20. *Arch. Tierzucht* 47 (Sonderheft), 36-42.
- JEFFREYS, A.J., TAMAKI, K., MACLEOD, A., MONCKTON, D.G., NEIL, D.L. and ARMOUR, J.A.L.** (1994): Complex gene conversion events in germline mutation at human minisatellites. *Nat. Genet.* 6, 136-145.
- JONES, A.G., STOCKWELL, C.A., WALKER, D. and AVISE, J.C.** (1998): The molecular basis of a microsatellite null allele from the white sands pupfish. *J. Hered.* 89, 339-342.
- JONES, M.E., PAETKAU, D., GEFFEN, E. and MORITZ, C.** (2004): Genetic diversity and population structure of Tasmanian devils, the largest marsupial carnivore. *Mol. Ecol.* 13, 2197-2209.
- JORDANA, J., ALEXANDRINO, P., BEJA-PEREIRA, A., BESSA, I., CANON, J., CARRETERO, Y., DUNNER, S., LALOE, D., MOAZAMI-GOUDARZI, K., SANCHEZ, A. and FERRAND, N.** (2003): Genetic structure of eighteen local south European beef cattle breeds by comparative F-statistics analysis. *J. Anim. Breed. Genet.* 120, 73-87.
- KALINOWSKI, S.T.** (2002): Evolutionary and statistical properties of three genetic distances. *Mol. Ecol.* 11, 1263-1273.
- KANTANEN, J., OLSAKER, I., ADALSTEINSSON, S., SANDBERG, K., EYTHORSDDOTTIR, E., PIRHONEN, K. and HOLM, L.E.** (1999): Temporal changes in genetic variation of north European cattle breeds. *Anim. Genet.* 30, 16-27.
- KANTANEN, J., OLSAKER, I., HOLM, L.E., LIEN, S., VILKKI, J., BRUSGAARD, K., EYTHORSDDOTTIR, E., DANELL, B. and ADALSTEINSSON, S.** (2000): Genetic diversity and population structure of 20 North European cattle breeds. *J. Hered.* 91, 446-457.

- KELLER, L.F., JEFFERY, K.J., ARCESE, P., BEAUMONT, M.A., HOCHACHKA, W.M., SMITH, J.N. and BRUFORD, M.W.** (2001): Immigration and the ephemerality of a natural population bottleneck: evidence from molecular markers. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 268, 1387-1394.
- KEMP, S.J., HISHIDA, O., WAMBUGU, J., RINK, A., LONGERI, M.L., MA, R.Z., DA, Y., LEWIN, H.A., BARENDSE, W. and TEALE, A.J.** (1995): A panel of polymorphic bovine, ovine and caprine microsatellite markers. *Anim. Genet.* 26, 299-306.
- KIMURA, M. and CROW, J.F.** (1964): The number of alleles that can be maintained in finite populations. *Genetics* 49, 725-738.
- KIMURA, M. and OHTA, T.** (1978): Stepwise mutation model and distribution of allelic frequencies in a finite population. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 75, 2868-2872.
- KÖNIG, K.H.** (1968): Abstammung und Domestikation des Schafes. In: *Schafe - Zucht, Haltung, Fütterung*. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin, 32-37.
- KOOREY, D.J., BISHOP, G.A. and MCCAUGHAN, G.W.** (1993): Allele non-amplification: a source of confusion in linkage studies employing microsatellite polymorphisms. *Hum. Mol. Genet.* 2, 289-291.
- LANGELLA, O.** (2002). Populations. <http://www.pge.cnrs-gif.fr/bioinfo/populations/index.php?lang=en>. Stand: 29.03.05.
- LARSON, G., DOBNEY, K., ALBARELLA, U., FANG, M., MATISOO-SMITH, E., ROBINS, J., LOWDEN, S., FINLAYSON, H., BRAND, T., WILLERSLEV, E., ROWLEY-CONWY, P., ANDERSSON, L. and COOPER, A.** (2005): Worldwide phylogeography of wild boar reveals multiple centers of pig domestication. *Science* 307, 1618-1621.
- LAVAL, G., IANNUCELLI, N., LEGAULT, C., MILAN, D., GROENEN, M.A., GIUFFRÀ, E., ANDERSSON, L., NISSEN, P.H., JORGENSEN, C.B., BEECKMANN, P., GELDERMANN, H., FOULLEY, J.L., CHEVALET, C. and OLLIVIER, L.** (2000): Genetic diversity of eleven European pig breeds. *Genet. Sel. Evol.* 32, 187-203.
- LEGEL, S.** (1990): Abstammung, Domestikation und Verbreitung. In: *Nutztiere der Tropen und Subtropen, Band 2* (Büffel, Kamele, Schafe, Ziegen, Wildtiere). S. Hirzel Verlag, Stuttgart und Leipzig, 210-215.
- LEHMANN, T., HAWLEY, W.A. and COLLINS, F.H.** (1996): An evaluation of evolutionary constraints on microsatellite loci using null alleles. *Genetics* 144, 1155-1163.
- LEVINSON, G. and GUTMAN, G.A.** (1987): Slipped strand mispairing: a major mechanism for DNA sequence evolution. *Mol. Biol. Ecol.* 4, 203-221.
- LIEN, S., COCKETT, N.E., KLUNGLAND, H., ARNHEIM, N., GEORGES, M. and GOMEZ-RAYA, L.** (1999): High-resolution gametic map of the sheep callipyge region: linkage heterogeneity among rams detected by sperm typing. *Anim. Genet.* 30, 42-46.
- LITT, M. and LUTY, J.A.** (1989): A hypervariable microsatellite revealed by in vitro amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene. *Am. J. Hum. Genet.* 44, 397-401.

- LIU, Y.Y., SCHULTZ, J.J. and BRENT, G.A.** (2003): A thyroid hormone receptor alpha gene mutation (P398H) is associated with visceral adiposity and impaired catecholamine-stimulated lipolysis in mice. *J. Biol. Chem.* 278, 38913-38920.
- LÖFFLER, G. und PETRIDES, P.E.** (2002). *Biochemie und Pathobiochemie*. Springer Verlag, Wien.
- LOFTUS, R.T., ERTUGRUL, O., HARBA, A.H., EL BARODY, M.A.A., MACHUGH, D.E., PARK, S.D.E. and BRADLEY, D.G.** (1999): A microsatellite survey of cattle from a centre of origin: the Near East. *Mol. Ecol.* 8, 2015-2022.
- LOWE, A., HARRIS, S. and ASHTON, P.** (2004). *Ecological genetics - design, analysis and application*. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- LUIKART, G., BIJU-DUVAL, M.P., ERTUGRUL, O., ZAGDSUREN, Y., MAUDET, C. and TABERLET, P.** (1999): Power of 22 microsatellite markers in fluorescent multiplexes for parentage testing in goats (*Capra hircus*). *Anim. Genet.* 30, 431-438.
- LUIKART, G., ENGLAND, P.R., TALLMON, D., JORDAN, S. and TABERLET, P.** (2003): The power and promise of population genomics: from genotyping to genome typing. *Nature Rev. Genet.* 4, 981-994.
- LUIKART, G., GIELLY, L., EXCOFFIER, L., VIGNE, J.D., BOUVET, J. and TABERLET, P.** (2001): Multiple maternal origins and weak phylogeographic structure in domestic goats. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 5927-5932.
- LUIKART, G., SHERWIN, W.B., STEELE, B.M. and ALLENDORF, F.W.** (1998): Usefulness of molecular markers for detecting population bottlenecks via monitoring genetic change. *Mol. Ecol.* 7, 963-974.
- MACHUGH, D.E., LOFTUS, R.T., BRADLEY, D.G., SHARP, P.M. and CUNNINGHAM, P.** (1994): Microsatellite DNA variation within and among European cattle breeds. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 25-31.
- MACHUGH, D.E., LOFTUS, R.T., CUNNINGHAM, P. and BRADLEY, D.G.** (1998): Genetic structure of seven European cattle breeds assessed using 20 microsatellite markers. *Anim. Genet.* 29, 333-340.
- MADDOX, J.F., DAVIS, K.P., CRAWFORD, A.M., HULME, D.J., VAIMAN, D., CRIBIU, E.P., FREKING, B.A., BEH, K.J., COCKETT, N.E., KANG, N., RIFFKIN, D., DRINKWATER, R., MOORE, S.S., DODDS, K.G., LUMSDEN, J.M., VAN STIJN, T.C., PHUA, S.H., ADELSON, D.L., BURKIN, H.R., BROOM, J.E., BUITKAMP, J., CAMBRIDGE, L., CUSHWA, W.T., GERARD, E., GALLOWAY, S.W., HARRISON, B., HAWKEN, R.J., HIENDLEDER, S., HENRY, H.M., MEDRANO, J.F., PATERSON, K.A., SCHIBLER, L., STONE, R.T. and VAN HEST, B.** (2001): An enhanced linkage map of the sheep genome comprising more than 1000 Loci. *Genome Res.* 11, 1275-1289.
- MADDOX, J.F., FRANKLIN, I., BOTTEMA, C., DESILVA, U., ADELSON, D.L. and NATTRASS, G.** (2003). Identification of homologies between the sheep linkage map and maps of other species. In: *Proceedings of the XIX International Congress of Genetics*, Melbourne, Australien, 6. - 11. Juli 2003, 103.
- MANEL, S., BERTHIER, P. and LUIKART, G.** (2002): Detecting wildlife poaching: Identifying the origin of individuals with Bayesian assignment tests and multilocus genotypes. *Conserv. Biol.* 16, 650-659.

- MANLY, B.J.F.** (1991). Randomization and Monte Carlo methods in biology. Chapman & Hall, London.
- MARSHALL, T.C., SLATE, J., KRUUK, L.E.B. and PEMBERTON, J.M.** (1998): Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Mol. Ecol.* 7, 639-655.
- MARTIN-BURRIEL, I., GARCIA-MURO, E. and ZARAGOZA, P.** (1999): Genetic diversity analysis of six Spanish native cattle breeds using microsatellites. *Anim. Genet.* 30, 177-182.
- MASON, I.L.** (1967). The sheep breeds of the Mediterranean. FAO and CAB, Farnham Royal, Bucks.
- MASON, I.L.** (1996). A world dictionary of livestock breed, types and varieties. CAB International, Wallingford.
- MAUDET, C., LUIKART, G. and TABERLET, P.** (2002): Genetic diversity and assignment tests among seven French cattle breeds based on microsatellite DNA analysis. *J. Anim. Sci.* 80, 942-950.
- MAYNARD SMITH, J. and HAIGH, J.** (1974): The hitchhiking effect of a favourable gene. *Genet. Res.* 23, 23-35.
- MCLAREN, R.J., ROGERS, G.R., DAVIES, K.P., MADDOX, J.F. and MONTGOMERY, G.W.** (1997): Linkage mapping of wool keratin and keratin-associated protein genes in sheep. *Mamm. Genome* 8, 938-40.
- MEDJUGORAC, I., KUSTERMAN, W., LAZAR, P., RUSS, I. and PIRCHNER, F.** (1994): Marker-derived phylogeny of European cattle supports demic expansion of agriculture. *Anim. Genet.* 25 Suppl 1, 19-27.
- MOIOLI, B., NAPOLITANO, F. and CATILLO, G.** (2004): Genetic diversity between Piedmontese, Maremmana, and Podolica cattle breeds. *J. Hered.* 95, 250-256.
- MONTGOMERY, G.W. and SISE, J.A.** (1990): Extraction of DNA from sheep white blood cells. *N. Z. J. Agri. Res.* 33, 437-441.
- NADLER, C.F., LAY, D.M. and HASSINGER, J.D.** (1971): Cytogenetic analyses of wild sheep populations in northern Iran. *Cytogenetics* 10, 137-152.
- NEI, M.** (1972): Genetic distance between populations. *Am. Nat.* 106, 283-292.
- NEI, M.** (1973a): The theory and estimation of genetic distance. In: Genetic structure of populations. Ed. N. E. Morton. University Press of Hawaii, Honolulu.
- NEI, M.** (1973b): Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 70, 3321-3323.
- NEI, M., TAJIMA, F. and TATENO, Y.** (1983): Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. *J. Mol. Evol.* 19, 153-170.
- NICKERSON, D.A., TAYLOR, S.L., WEISS, K.M., CLARK, A.G., HUTCHINSON, R.G., STENGARD, J., SALOMAA, V., VARTIAINEN, E., BOERWINKLE, E. and SING, C.F.** (1998): DNA sequence diversity in a 9.7-kb region of the human lipoprotein lipase gene. *Nat. Genet.* 19, 233-240.
- NOTTER, D.R.** (1999): The importance of genetic diversity in livestock populations of the future. *J. Anim. Sci.* 77, 61-69.

- NOWAK, Z. and CHARON, K.M.** (2001): Identification of fecundity gene (*FecB*) carriers using microsatellite markers and its effect on sheep weight. *J. Appl. Genet.* 42, 49-57.
- OBEXER-RUFF, G.** (2003), persönliche Mitteilung.
- OLDENBROEK, J.K.** (1999): Introduction. In: Genebanks and the conservation of farm animal genetic resources. Ed. J. K. Oldenbroek. Institute for Animal Science and Health, Lelystad, Netherlands, 1-9.
- ORDÁS, J.G.** (2004): Structure of European ovine populations from directional autocorrelations between proteins. *J. Anim. Breed. Genet.* 121, 229-241.
- PAETKAU, D., CALVERT, W., STIRLING, I. and STROBECK, C.** (1995): Microsatellite analysis of population-structure in Canadian polar bears. *Mol. Ecol.* 4, 347-354.
- PAGE, R.D.M.** (1996): TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers (<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/treeview.html>). *Comput. Appl. Biosci.* 12, 357-358.
- PARISET, L., SAVARESE, M.C., CAPPUCIO, I. and VALENTINI, A.** (2003): Use of microsatellites for genetic variation and inbreeding analysis in Sarda sheep flocks of central Italy. *J. Anim. Breed. Genet.* 120, 425-432.
- PARKER, H.G., KIM, L.V., SUTTER, N.B., CARLSON, S., LORENTZEN, T.D., MALEK, T.B., JOHNSON, G.S., DEFANCE, H.B., OSTRANDER, E.A. and KRUGLYAK, L.** (2004): Genetic structure of the purebred domestic dog. *Science* 304, 1160-1164.
- PARSONS, Y.M., COOPER, D.W. and PIPER, L.R.** (1994a): Evidence of linkage between high-glycine-tyrosine keratin gene loci and wool fibre diameter in a Merino half-sib family. *Anim. Genet.* 25, 105-108.
- PARSONS, Y.M., PIPER, L.R. and COOPER, D.W.** (1994b): Linkage relationships between keratin-associated protein (*KRTAP*) genes and growth hormone in sheep. *Genomics* 20, 500-502.
- PEMBERTON, J.M., SLATE, J., BANCROFT, D.R. and BARRETT, J.A.** (1995): Nonamplifying alleles at microsatellite loci: a caution for parentage and population studies. *Mol. Ecol.* 4, 249-252.
- PENTY, J.M., HENRY, H.M., EDE, A.J. and CRAWFORD, A.M.** (1993): Ovine microsatellites at the *OarAE16*, *OarAE54*, *OarAE57*, *OarAE119* and *OarAE129* loci. *Anim. Genet.* 24, 219.
- PETER, C., PRINZENBERG, E.-M., ERHARDT, G. and THE ECONOGENE CONSORTIUM** (2005): Null allele at the *OarAE129* locus and corresponding allele frequencies in five German sheep breeds. *Anim. Genet.* 36, 92.
- PIERPAOLI, M., BIRÒ, Z.S., HERRMANN, M., HUPE, K., FERNANDES, M., RAGNI, B., SZEMETHY, L. and RANDI, E.** (2003): Genetic distinction of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe, and hybridization with domestic cats in Hungary. *Mol. Ecol.* 12, 2585-2598.
- PIERSON, C.A., HANRAHAN, V., EDE, A.J. and CRAWFORD, A.M.** (1993): Ovine microsatellites at the *OarVH34*, *OarVH41*, *OarVH58* and *OarVH72* loci. *Anim. Genet.* 24, 224.
- PONZONI, R.W.** (1997): Genetic resources and conservation. In: The genetics of sheep. Eds.: L. Piper and A. Ruvinsky. CAB International, Wallingford, 437-469.

- POWELL, B.C.** (1997): Molecular genetics of sheep. In: The genetics of sheep. Eds.: L. Piper and A. Ruvinsky. CAB International, Wallingford, 149-181.
- PRIMMER, C.R., MOLLER, A.P. and ELLEGREN, H.** (1995): Resolving genetic relationships with microsatellite markers: a parentage testing system for the swallow *Hirundo rustica*. Mol. Ecol. 4, 493-498.
- PRINZENBERG, E.-M.** (1998), Entwicklung von Gendiagnoseverfahren für seltene Milchproteinvarianten beim Rind unter Berücksichtigung des Vorkommens bei vom Aussterben bedrohten Rassen. Dissertation Fachbereich Veterinärmedizin, Justus-Liebig Universität Gießen, Fachverlag Köhler, Gießen (ISBN 3-922306-68-3).
- PRITCHARD, J., STEPHENS, M. and DONNELLY, P.** (2000): Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155, 945-959.
- PURVIS, I.W. and FRANKLIN, I.R.** (2005): Major genes and QTL influencing wool production and quality: a review. Genet. Sel. Evol. 37 Suppl 1, S97-S107.
- RANNALA, B. and MOUNTAIN, J.** (1997): Detecting immigration by using multilocus genotypes. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 94, 9197-9201.
- RAYMOND, M. and ROUSSET, F.** (2001). GENEPOP: a population genetic software for exact test and ecunemism. <http://www.cefe.cnrs-mop.fr>. Stand: 12.12.04.
- RENDÓ, F., IRIONDO, M., JUGO, B.M., MAZÓN, L.I., AGUIRRE, A., VICARIO, A. and ESTONBA, A.** (2004): Tracking diversity and differentiation in six sheep breeds from the North Iberian Peninsula through DNA variation. Small Ruminant Res. 52, 196-202.
- RENFREW, C.** (1991): Before Babel: speculations on the origins of linguistic diversity. Camb. Archaeol. J. 1, 3-23.
- REYNOLDS, J., WEIR, B.S. and COCKERHAM, C.C.** (1983): Estimation for the coancestry coefficient: basis for a short-term genetic distance. Genetics 105, 767-779.
- RICE, W.R.** (1989): Analyzing tables of statistical tests. Evolution 43, 223-225.
- ROGERS, G.R., HICKFORD, J.G. and BICKERSTAFFE, R.** (1994): Polymorphism in two genes for B2 high sulfur proteins of wool. Anim. Genet. 25, 407-415.
- ROSENBERG, N.A.** (2004): DISTRUCT: a program for the graphical display of population structure. Mol. Ecol. 4, 137.
- ROSENBERG, N.A., BURKE, T., ELO, K., FELDMAN, M.W., FREIDLIN, P.J., GROENEN, M.A., HILLEL, J., MAKI-TANILA, A., TIXIER-BOICHARD, M., VIGNAL, A., WIMMERS, K. and WEIGEND, S.** (2001): Empirical evaluation of genetic clustering methods using multilocus genotypes from 20 chicken breeds. Genetics 159, 699-713.
- ROSENBERG, N.A., PRITCHARD, J.K., WEBER, J.L., CANN, H.M., KIDD, K.K., ZHIVOTOVSKY, L.A. and FELDMAN, M.W.** (2002): Genetic structure of human populations. Science 298, 2381-2385.
- RUBINSZTEIN, D.C., AMOS, W., LEGGO, J., GOODBURN, S., JAIN, S., LI, S.H., MARGOLIS, R.L., ROSS, C.A. and FERGUSON-SMITH, M.A.** (1995): Microsatellite evolution - evidence for directionality and variation in rate between species. Nat. Genet. 10, 337-343.

- RYDER, M.L.** (1983): Part II: The middle ages to recent times. In: Sheep and man. Duckworth, London, 307-550.
- RYDER, M.L.** (1984): Sheep. In: Evolution of domesticated animals. Ed. I. L. Mason. Longman, London & New York, 62-84.
- SAITBEKOVA, N., GAILLARD, C., OBEXER-RUFF, G. and DOLF, G.** (1999): Genetic diversity in Swiss goat breeds based on microsatellite analysis. *Anim. Genet.* 30, 36-41.
- SAITOU, N. and NEI, M.** (1987): The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Ecol.* 4, 406-425.
- SAMBRAUS, H.H.** (1994). Gefährdete Nutztierassen. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- SAMBROOK, J., FRITSCH, E.F. and MANIATIS, T.** (1989). Molecular cloning - a laboratory manual. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.
- SCHLÖTTERER, C.** (2000): Evolutionary dynamics of microsatellite DNA. *Chromosoma* 109, 365-371.
- SCHLÖTTERER, C.** (2004): Opinion: The evolution of molecular markers - just a matter of fashion? *Nature Rev. Genet.* 5, 63-69.
- SCHLÖTTERER, C. and TAUTZ, D.** (1992): Slippage synthesis of simple sequence DNA. *Nucleic Acids Res.* 20, 211-215.
- SHALOM, A., SOLLER, M. and FRIEDMANN, A.** (1993): Dinucleotide repeat polymorphism at the bovine *HUJ616* locus. *Anim. Genet.* 24, 327.
- SIMON, D.L.** (1994): The Hannover-EAAP data bank on animal genetic diversity in Europe. *Q. Bull. Int. Assoc. Agric. Inf. Spec.* 39, 123-129.
- SLATKIN, M.** (1987): Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236, 787-792.
- SLATKIN, M.** (1995a): A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139, 457-462.
- SLATKIN, M.** (1995b): Hitchhiking and associative overdominance at a microsatellite locus. *Mol. Biol. Ecol.* 12, 473-480.
- SMITH, G.P.** (1976): Evolution of repeated DNA sequences by unequal crossover. *Science* 191, 528-535.
- SMITH, J.R., CARPTEN, J.D., BROWNSTEIN, M.J., GHOSH, S., MAGNUSON, V.L., GILBERT, D.A., TRENT, J.M. and COLLINS, F.S.** (1995): Approach to genotyping errors caused by nontemplated nucleotide addition by *Taq* DNA polymerase. *Genome Res.* 5, 312-317.
- SOKAL, R.R., ODEN, N.L. and WILSON, C.** (1991): Genetic evidence for the spread of agriculture in Europe by demic diffusion. *Nature* 351, 143-145.
- SPONENBERG, D.P.** (1997): Genetics of colour and hair texture. In: The genetics of sheep. Eds.: L. Piper and A. Ruvinsky. CAB International, Wallingford.
- STAHLBERGER-SAITBEKOVA, N., SCHLÄPFER, J., DOLF, G. and GAILLARD, C.** (2001): Genetic relationships in Swiss sheep breeds based on microsatellite analysis. *J. Anim. Breed. Genet.* 118, 379-387.

- STRAND, M., PROLLA, T.A., LISKAY, R.M. and PETES, T.D.** (1993): Destabilization of tracts of simple repetitive DNA in yeast by mutations affecting DNA mismatch repair. *Nature* 365, 274-276.
- STRITTMATTER, K.** (2003). Schafzucht. Verlag Eugen Ulmer GmbH & Co., Stuttgart.
- SUGAWARA, T., TERA, Y. and OKADA, N.** (2002): Natural selection of the Rhodopsin gene during the adaptive radiation of East African Great Lakes Cichlid Fishes. *Mol. Biol. Ecol.* 19, 1807-1811.
- TACHIDA, H. and IZUKA, M.** (1992): Persistence of repeated sequences that evolve by replication slippage. *Genetics* 131, 471-478.
- TAPIO, I., TAPIO, M., GRISLIS, Z., HOLM, L.E., JEPPSSON, S., KANTANEN, J., MICEIKIENE, I., OLSAKER, I., VIINALASS, H. and EYTHORSDDOTTIR, E.** (2005): Unfolding of population structure in Baltic sheep breeds using microsatellite analysis. *Heredity* 94, 448-456.
- TAPIO, M., MICEIKIENE, I., VILKKI, J. and KANTANEN, J.** (2003): Comparison of microsatellite and blood protein diversity in sheep: inconsistencies in fragmented breeds. *Mol. Ecol.* 12, 2045-2056.
- TAUTZ, D.** (1989): Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. *Nucleic Acids Res.* 17, 6463-6471.
- TAUTZ, D. and SCHLÖTTERER, C.** (1994): Simple sequences. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 4, 832-837.
- THAON D'ARNOLDI, C., FOULLEY, J.L. and OLLIVIER, L.** (1998): An overview of the Weizman approach to diversity. *Genet. Sel. Evol.* 30, 149-161.
- TORO, M. and CABALLERO, A.** (2004). Characterisation and conservation of genetic diversity between breeds. In: *Proceedings of the 55 th EAAP Annual Meeting*, Bled, Slowenien, 5. - 9. September 2004, Session 12, No. 4.
- VAIMAN, D., MERCIER, D., MOAZAMI-GOUDARZI, K., EGGEN, A., CIAMPOLINI, R., LEPINGLE, A., VELMALA, R., KAUKINEN, J., VARVIO, S.L. and MARTIN, P.** (1994): A set of 99 cattle microsatellites: characterization, synteny mapping, and polymorphism. *Mamm. Genome* 5, 288-297.
- VALDÈS, A.M., SLATKIN, M. and FREIMER, N.B.** (1993): Allele frequencies at microsatellite loci: The stepwise mutation model revisited. *Genetics* 133, 737-749.
- VAN TREUREN, R.** (1998): Estimating null allele frequencies at a microsatellite locus in the oystercatcher (*Haematopus ostralegus*). *Mol. Ecol.* 7, 1413-1417.
- WABMUTH, R., HIENDLER, S., MENDEL, C. und ERHARDT, G.** (2001): Biochemische Polymorphismen und Haupt-mtDNA-Haplotypen bei Bergschafzucht und Waldschafen als Beitrag zur Abstammung der Hausschafe. *J. Anim. Breed. Genet.* 118, 327-340.
- WATANOBE, T., OKUMURA, N., ISHIGURO, N., NAKANO, M., MATSUI, A., SAHARA, M. and KOMATSU, M.** (1999): Genetic relationship and distribution of the Japanese wild boar (*Sus scrofa leucomystax*) and Ryukyu wild boar (*Sus scrofa riukiuanus*) analysed by mitochondrial DNA. *Mol. Ecol.* 8, 1509-1512.
- WATTERSON, G.A.** (1978): The homozygosity test of neutrality. *Genetics* 88, 405-417.

- WATTIER, R., ENGEL, C.R., SAUMITOU-LAPRADE, P. and VALERO, M.** (1998): Short allele dominance as a source of heterozygote deficiency at microsatellite loci: experimental evidence at the dinucleotide locus *Gv1CT* in *Gracilaria gracilis* (*Rhodophyta*). *Mol. Ecol.* 7, 1569-1573.
- WEBER, J.L.** (1990): Human DNA polymorphisms based on length variations in simple-sequence tandem repeats. In: Genetic and physical mapping. Eds.: K. E. Davies and S. M. Tilghman. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York, 159-181.
- WEIMANN, C.** (2000), Entwicklung von DNA-Markern an den Inhibin-/Aktivin-Genorten bei Schaf, Rind und Ziege. Dissertation Fachbereich Agrarwissenschaften, Ökotrophologie und Umweltmanagement, Justus-Liebig Universität Gießen, Fachverlag Köhler, Gießen (ISBN 3-934229-79-4).
- WEIMANN, C., LEYHE-HORN, B., GAULY, M. and ERHARDT, G.** (2001): Suitability of microsatellites *BM1329* and *OarAE101* as markers for the introgression of the *Fec(B)* locus into different sheep breeds. *Arch. Tierzucht* 44, 435-440.
- WEIR, B.C.** (1990). Genetic data analysis. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.
- WEIR, B.S. and COCKERHAM, C.** (1984): Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38, 1358-1369.
- WEITZMAN, M.L.** (1992): On diversity. *Q. J. Econ.* CVII, 363-405.
- WEITZMAN, M.L.** (1993): What to preserve? An application of diversity theory to crane conservation. *Q. J. Econ.* CVIII, 157-183.
- WEITZMAN, M.L.** (1998): The Noah's Ark Problem. *Econometrica* 66, 1279-1298.
- WORLEY, K., STROBECK, C., ARTHUR, S., CAREY, J., SCHWANTJE, H., VEITCH, A. and COLTMAN, D.W.** (2004): Population genetic structure of North American thinhorn sheep (*Ovis dalli*). *Mol. Ecol.* 13, 2545-2556.
- WORONZOW, N.N., KOROBIZGNA, K.W., NADLER, C.F., HOFMAN, R., ESALOJNITSKOW, T.N. and GORELOW, J.K.** (1972): Chromossomi dikich baranow i proisschojdjenije domaschnich owjez. *Lirroda* 3, 74-81.
- WRIGHT, S.** (1931): Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16, 97-159.
- WRIGHT, S.** (1951): The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.* 15, 323-354.
- WRIGHT, S.** (1978). Variability within and among natural populations. University of Chicago Press, Chicago.
- YEH, C.Y., YANG, R., BOYLE, T., YE, Z.-H. and MOA, J.** (1997). POPGENE - The user-friendly freeware for population genetic analysis. <http://www.ualberta.ca/~fyeh/>. Stand: 29.03.05.
- YOKOYAMA, S.** (1999): Molecular bases of color vision in vertebrates. *Genes Genet. Syst.* 74, 189-199.
- YOKOYAMA, S.** (2002): Evaluating adaptive evolution. *Nat. Genet.* 30, 350-351.
- ZEUNER, F.E.** (1963): Das Schaf. In: Geschichte der Haustiere. Bayerischer Landwirtschaftsverlag, München, Basel, Wien, 133-173.
- ZHU, L., JANG, G.F., JASTRZEBSKA, B., FILIPEK, S., PEARCE-KELLING, S.E., AGUIRRE, G.D., STENKAMP, R.E., ACLAND, G.M. and PALCZEWSKI, K.** (2004): A naturally occurring mutation of the opsin gene (T4R) in dogs affects glycosylation and stability of the G-protein-coupled receptor. *J. Biol. Chem.* 279, 53828-53839

9 Anhang

9.1 Zuchtgeschichte und Herkunft der untersuchten Schafrassen

Ryder (1984) teilt die Schafrassen Europas in zwei Typen ein. Den einen Typ stellen die Fettschwanzschafe dar, welche lediglich in der östlichen und südlichen Mittelmeerregion, von der Türkei über Syrien und Israel nach Nordafrika vorkommen, den anderen Typ stellen die so genannten Dünnschwanzschafe dar, welche den Großteil Europas besiedeln (Abbildung A).



Abbildung A: Verteilung der Hauptschafstypen Europas und der Mittelmeerregion (Ryder, 1984).

Fettschwanzschafe

Die längsten Fettschwänze besitzen die türkischen und ägyptischen Rassen. Im Westen der Türkei und sporadisch auch in Griechenland und Süditalien gibt es Rassen mit kurzen Fettschwänzen, die von frühen Kreuzungen von Dünnschwanz- mit Fettschwanzschafen abstammen.

Zu den türkischen Fettschwanzschafen gehören die Rassen **Akkaraman**, **Morkaraman** und **Dagliç** (Abbildung B). Die Rasse **Karayaka** gehört, gemeinsam mit der Rasse Kivircik (nicht Teil dieser Untersuchung), als einzige Rasse der Türkei zu den dünnschwänzigen Schafen. Die Rasse **Dagliç** ist geographisch zwischen den dünnschwänzigen Kivircik der Nordwesttürkei und den fettschwänzigen Karaman Zentralanatoliens verbreitet.

Fettschwanzschafe sind in Griechenland, abgesehen von den bekannten Fettschwanzrassen Chios, Lesvos und Argos, nur sporadisch anzutreffen und werden hier Karamaniko genannt. Des Weiteren werden lokale Zackelschafassen vorwiegend mit der türkischen Rasse Daglıç gekreuzt. Die Kreuzung von Daglıçschafen mit griechischen Rassen lässt sich vor allem geographisch erklären, da diese vorwiegend in Westanatolien vorkommen (Abbildung B), während die Karamanrassen eher weiter östlich anzutreffen sind.



Abbildung B: Verbreitung der wichtigsten Schafrassen der Türkei (Mason, 1967).

Das **Zyprische Fettschwanzschaf** gehört zu den lokalen Fettschwanzrassen und ähnelt den Fettschwanzschafen des umliegenden Festlandes, vor allem den Awassi Syriens. Die ägyptische Rasse **Ossimi** gehört zusammen mit der Rasse Rahmani zu den am weitesten verbreiteten Rassen Ägyptens, wobei alle Rassen Ägyptens Fettschwanzschafe sind (Mason, 1967). Die italienische Rasse **Laticauda**, auch Campanisches Berberschaf genannt, gehört zu den Rassen, die ursprünglich aus Nordafrika stammen und ebenfalls einen Fettschwanz besitzen. Genauere Informationen zu ihren Vorfahren sind aber nicht bekannt. Das ebenfalls fettschwänzige rumänische **Karakul** zählt zu den Pelzschafen und hat seinen Ursprung in der ehemaligen UdSSR bzw. in Usbekistan. Seine Introgression nach Rumänien fand in den 70er Jahren statt, wobei sowohl Schafe aus Usbekistan, als auch aus der damaligen DDR und der ehemaligen Sowjetunion für die Zucht verwendet wurden (Simon, 1994). Die saudi-arabischen Fettschwanzrassen **Heri**, **Naemi** und **Najdi** stammen aus dem Zentrum Saudi-Arabiens bzw. ursprünglich aus dem Nordwesten des Iraks (Naemi) und sind aus dem Awassi hervorgegangen.

Merinorassen

Die Geschichte des feinwolligen Merinos geht bis in die Zeit der Römer zurück. Die

feinwolligen Infantado und Paular und die superfeinen Escurial und Negretti waren die vier Hauptmerinotypen Spaniens. Zur Zeit der größten Bedeutung der Merinos stellte ihr Export ein Kapitalverbrechen dar. Im Jahre 1723 aber begann der spanische König, Tiere nach Schweden abzugeben. 1748 erreichten die Merinos Deutschland, 1767 Frankreich, 1775 Österreich, 1787 Großbritannien und 1789 Südafrika (Ryder, 1984). In Deutschland entstand das so genannte Sächsische Elektoralshaf, dessen Ursprung vorwiegend auf den zwischen 1765 bis 1815 importierten Merinotyp Escurial mit etwas Negretti- und Infantadoeinfluß zurückzuführen ist (Mason, 1996). Aus diesem Schaf entstand durch Kreuzung mit dem Württemberger Schaf ab 1950 das so genannte **Merinolandschaf** (Mason, 1996). Das Württemberger Landschaf spielte auch in der Entstehung der **Ungarischen Merino** eine wichtige Rolle, da dieses durch die Kreuzung der Rassen Racka mit Bergamasca- und Württemberger Landschafen entstand. Zusätzlich wurde die Rasse durch Einkreuzung von Rambouillet verbessert (Mason, 1996). Das Ungarische Merino wiederum stellt den Ursprung der transsilvanischen bzw. **Rumänischen Merinos** dar (Mason, 1996). Einen anderen Ursprung haben die **Polnischen Merinos**. Die Grundlage dieser Rasse bildete der Import von Merinoschafen aus Deutschland und Frankreich, wobei aus Sachsen stammende Böcke der Richtung Elektoralmerino an Mutterschafe polnischer Landrassen angepaart wurden und Vatertiere der Rasse Rambouillet bei weiblichen Merinoschafen zum Einsatz kamen, um ein fleischbetontes Zweinutzungsschaf zu erhalten. Zwischen 1920 und 1940 wurden zur Verbesserung der Wolllänge und Merkmale der Mast- und Schlachtleistung Ile-de-France-Böcke in das Polnische Merino eingekreuzt. Nach dem zweiten Weltkrieg kam es zeitweilig zum Import weiblicher Zuchtschafe der Rassen Merinolandschaf und Merinofleischschaf (Strittmatter, 2003). Die apulischen Merinos, auch **Gentile di Puglia** genannt, entstanden vorwiegend im 18. Jahrhundert durch Kreuzung lokaler italienischer Rassen mit spanischen Merinos. Es wurde im 19. Jahrhundert aber auch Sächsisches und Rambouillet-Blut eingekreuzt (Mason, 1996).

Churrotyp

Das Churro, was in etwa „rauwollig“ bedeutet, findet man vor allem im Nordosten Portugals und im Süden der Algarve, aber auch in Spanien. Es werden sechs verschiedene lokale Rassen beschrieben, wobei das in diese Untersuchung eingegangene **Churro Bragancana**, in den Bergregionen im Nordosten Bragancas beheimatet ist (Mason, 1996). Die Rasse **Rubio del Molar**, die auch Somosierra Blond oder Churra de El Molar genannt wird, ist im Nordosten Madrids verbreitet und zählt zu den rauwolligen Schafen Spaniens, während die Rasse **Colmenareña** eine autochthone Rasse Spaniens darstellt und dem Castilianischen Churro ähnelt.

Entrefinotyp

Die so genannten Entrefinotypschafe stellen eine Kreuzung aus feinwolligen Merinos und rauwolligen Churrorassen dar und haben somit eine etwas gröbere Wolle als die Merinos. Zu ihnen gehören die untersuchten spanischen Rassen **Manchega** und **Segureña**, wobei die Segureña aus den Manchega hervorgegangen sind (Mason, 1996).

Die Entstehung der Merino-, spanischen Churro- und Entrefinorassen ist in Abbildung C zusammengefasst.

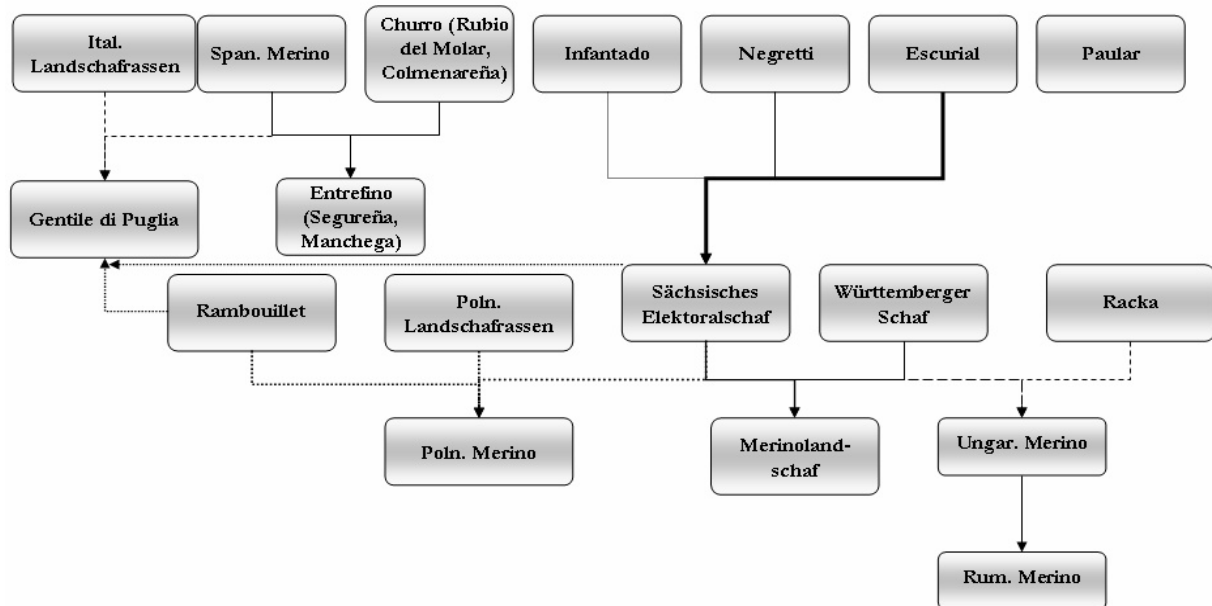


Abbildung C: Entstehung der Merino-, spanischen Churro- und Entrefinorassen.

Tsigaia- und Zackelschafe

Die Tsigaia- und Zackelschafe stellen die ursprünglichen Rassen Südosteuropas dar. Die **Tsigaia** (auch Cigaja oder Zigaja genannt; Singular: Tsigai) unterscheiden sich vom Zackel durch ihre etwas feinere Wolle und ein wesentlich einheitlicheres Wollvlies. Darüber hinaus ist das Tsigai größer und hat ein pigmentiertes Gesicht. Tsigaia sind typisch für die Pannonische Ebene Rumäniens, das ehemalige Jugoslawien und Ungarn. Laut Ryder (1983) sind sie aus Kreuzungen zwischen Zackelschafen und feinwolligeren Schafen, wahrscheinlich den türkischen Kivircik, entstanden (Abbildung D). In dieser Arbeit sind die **Rumänischen** und die **Ungarischen Tsigaia** dieser Gruppe zuzuordnen.

Der Begriff Zackel wurde ursprünglich auf die ungarische Rasse **Racka** mit ihren schraubenartigen Hörnern angewandt. Im Weiteren wurde der Begriff auf alle mischwolligen Schafe Südosteuropas mit spiralförmigen Hörnern bei den männlichen Tieren erweitert (Mason, 1967). Achtzig Prozent der Schafe Griechenlands sind dem

Zackeltyp zuzuordnen. Lediglich im Nordosten sind Schafe anzutreffen, die eher dem Tsigaiatyp entsprechen. Es sind die größeren Zackelvarianten des Flachlands (**Karagouniko**, **Kalarritiko**), die kleineren der Berge (**Orino von Epirus**) und die Inselvariationen **Sfakia** und **Anogeiano** (Kreta) bzw. **Kefallinias** (Ionische Inseln) zu unterscheiden. Die griechische Fettschwanzrasse **Lesvos**, auch Mytilene genannt, stammt aus dem Westen der Insel Lesvos, auf der sowohl lokale dünnschwänzige Schafrassen im Südosten, als auch fettschwänzige Chios und türkische Schafe im Nordosten beheimatet sind. Die Rasse stellt eine Kreuzung aus der lokalen Rasse Chios mit türkischen Fettschwanzschafen dar (Mason, 1996) und gehört trotz seines Fettschwanzes der Gruppe der Zackelschafe an. Die lokale Rasse **Pilioritiko**, welche auf dem Berg Pilio der Region Magnisia beheimatet ist, stammt vermutlich von den Rassen Kefallinias und Karystos ab (Georgoudis, 2004) und zählt somit ebenfalls zu den Zackelschafen, ebenso wie die rumänischen **Turcana** und die albanischen **Bardhoka** und **Shkodrane** (Mason, 1996). Das **Polnische Bergschaf (Gorska)** stammt von polnischen Zackelschafen ab und wurde durch transsilvanische Zackelschafe und Ostfriesische Milchschafe verbessert (Mason, 1996).

Rudatyp

Aus Kreuzungen von Tsigai- mit Zackelschafen sind die Rassen der **Rudagruppe** hervorgegangen (Mason, 1967). Die Rudarassen weisen eine einheitlichere und weniger grobe Wolle auf als die Zackelschafe (Mason, 1996), wobei „ruda“ „gelockt“ bedeutet. Die **Ruda** stellen die einzige Nicht-Zackelrasse Albaniens dar. Sie wurden von albanischen Nomaden nach Griechenland gebracht und werden dort Gekides genannt. In Griechenland ist die Rasse mittlerweile ausgestorben (Mason, 1967). Dennoch sind die griechischen Rassen **Skopelos** und **Kymi** und die türkischen **Karayaka** der Rudagruppe zuzuordnen, wobei die Rasse Skopelos auf der Zuchtgrundlage der Rasse Kymi entstand (Mason, 1996). Die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Zackelschaf-, Tsigai- und Rudarassen und deren Herkunftsländer sind in Abbildung D dargestellt.

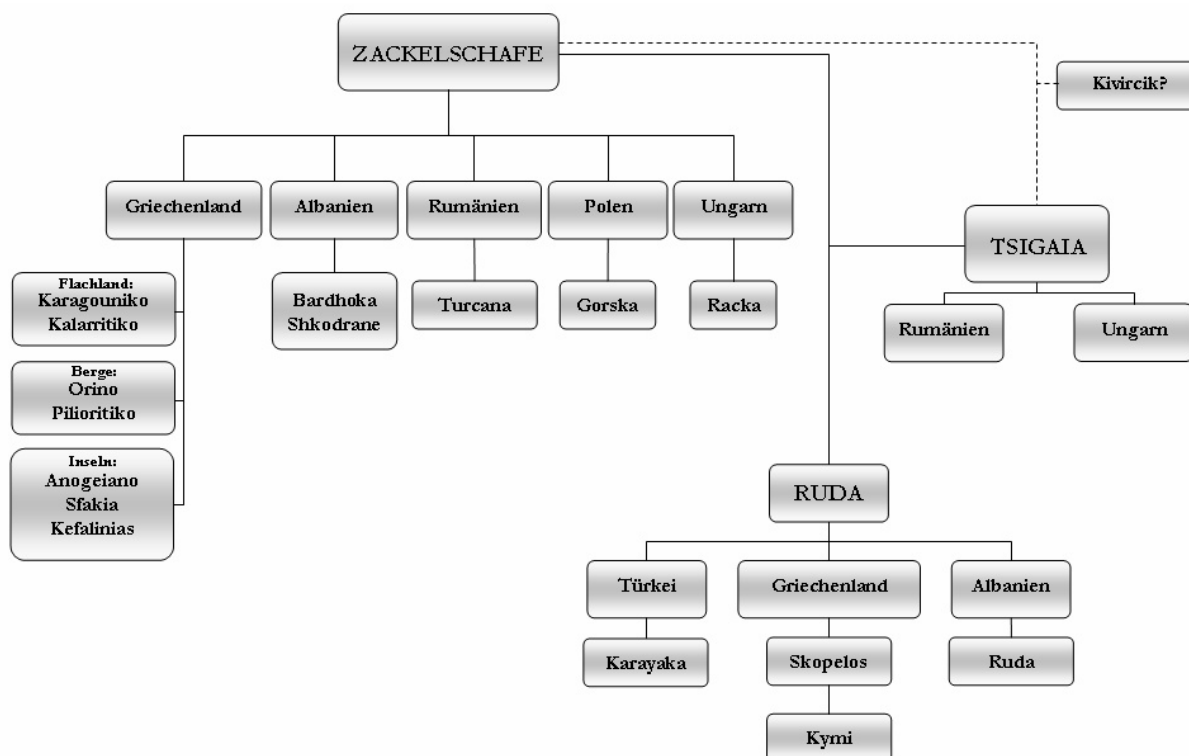


Abbildung D: Im Rahmen der Arbeit untersuchte Zackelschaf-, Tsigai- und Rudarassen und deren Herkunftsländer.

Die weiteren Schafrassen lassen sich nicht mehr nach ihrem Typ einteilen und werden daher geographisch unterteilt.

Schafrassen Polens

Die vom polnischen Staat im Jahre 1996 eingeleiteten Maßnahmen mit dem Ziel, den Rückgang der Schafhaltung in Polen aufzuhalten, beinhalteten den Aufbau fruchtbarer Linien durch Einkreuzung von Finn-, Romanov- und Milchschaften in die einheimischen Rassen (25 % Genanteil) und den subventionierten Aufbau einer Art Stufenproduktion zur Verbesserung der Reproduktionsleistung der Mutterschafe. Hierfür wurden drei verschiedene Zuchtebenen aufgebaut. Die erste Zuchtebene umfasst die Stammherden der fruchtbaren einheimischen Schafrassen wie Bergschafe (Gorska), Polnische Merinos, Niederungs- und Langwollschafe, die mit den o. g. Rassen gekreuzt werden, um Jungböcke mit einem Genanteil von 50 % der Fruchtbarkeitssteigernden Rassen zu erzeugen. Diese Vatertiere werden dann in sog. Vermehrungszuchten der Stufe II in Herden mit niedrigerer Fruchtbarkeit eingesetzt, um somit männliche und weibliche Tiere mit 25 % Genanteil der fruchtbaren Rassen zu erhalten. Diese Tiere der Stufe II kommen dann wiederum in der eigenen Ebene und der Ebene III, den Gebrauchszuchten, zum Einsatz. Dieses Programm konnte den Bestandsabbau in Polen in den Jahren 1997 bis 1999 aber nicht stoppen, sondern nur verlangsamen (Strittmatter, 2003).

Das **Polnische Niederungsschaf (Zelazna)** stellt eine Kreuzung aus Schweineschafen (Swiniarka) und Polnischen Merinos dar (Blahnta et al., 1988). Ausgangsrasse für die in Küstennähe der Ostsee beheimatete Rasse **Pomorska** (Pommernschaf) waren Marschschafe namens Fagassen, welche im 17. Jahrhundert aus den Niederlanden nach Polen gelangten. Von 1920 bis 1940 erfolgte eine Veredelung durch Einzüchtung von Böcken der Rassen Deutsches Weißköpfiges Fleischschaf und Ostfriesisches Milchschaft. In den letzten Jahrzehnten kamen jedoch auch vermehrt Texelböcke zum Einsatz (Ryder, 1983; Strittmatter, 2003). Die Rasse **Kamieniec** (Kamenerschaf) wurde in den Jahren 1954-1965 in der Schäferei Kamieniec der staatlichen Tierzuchtstation Susz in Olsztyn gezüchtet. Als Ausgang diente hier das primitive bäuerliche Pommersche Mutterschaf, zur Veredelung wurden aber Zuchtböcke der Rassen Leineschaf und Texel eingekreuzt (Blahnta et al., 1988). Die Rasse **Wrzosowka**, die in den 1950er bis in die 1960er Jahre aufgrund schlechter Leistungen fast vollständig verdrängt wurde, gehört zu den Heideschafen und zeigt auf der einen Seite Ähnlichkeiten mit dem deutschen Heideschaf auf der anderen Seite mit dem russischen Romanov (Ryder, 1983).

Schafressen Italiens

Die Rasse **Delle Langhe** gehört zu den Milchschafrassen der Alpenregion Italiens. Sie weist starke Ähnlichkeit zu der Rasse Frabosa (nicht Teil der Untersuchung) auf (Ryder, 1983). Von ihrer generellen Erscheinung her ähnelt sie aber auch den rauwolligen Schafen Spaniens und Südfrankreichs (Mason, 1996). Die Rasse **Altamurana** stammt aus der Provinz Bari. Mason (1967) sieht sie als den Zackelschafen Jugoslawiens ähnlich an. Das Vlies ist schlichtwollig und ähnelt dem der Zackelschafe bzw. der Scottish Blackface (Ryder, 1983). Das **Bergamasca** soll entweder aus nubischen Schafen oder aber aus dem Kupferschaf (*Ovis aries stuederi*) hervorgegangen sein, aus dem wiederum das Zaupelschaf entstand (Waßmuth et al., 2001).

Schafressen Deutschlands

Das **Deutsche Bergschaf** gibt es in zwei Farbvarianten als Braunes und Weißes Bergschaf, welche seit 1977 eigenständige Rassen darstellen. Das Braune Bergschaf stammt ursprünglich vom Weißen Bergschaf ab, welches wiederum aus dem Bergamasca hervorging. Waßmuth et al. (2001) konnten anhand der mitochondrialen DNA und biochemischen Polymorphismen aufzeigen, dass auch das Zaupel- bzw. Steinschaf zur Bildung verschiedener Bergschafrassen beitrugen. Das Braune Bergschaf zählt in Deutschland zu den vom Aussterben bedrohten Rassen (FAO, 2000b).

Das **Rhönschaf**, welches 1846 zum ersten Mal Erwähnung findet, zeichnet sich durch seinen schwarzen Kopf und seine weißen Beine aus. Da die Rhön in früheren Zeiten ein

von Hauptverkehrswegen abgeschlossenes Gebiet war und sich keinerlei Hinweise auf Importe von Schafen in diese Region befinden, ist davon auszugehen, dass das Rhönschaf bereits in den vorherigen Jahrhunderten in der Rhön anzutreffen war (Sambraus, 1994).

Die **Graue gehörnte Heidschnucke** gehört zu den kurzschwänzigen, schwarzgesichtigen Schafrassen, die früher das Heide- und Hochland der nordeuropäischen Ebene von den Niederlanden bis nach Russland bewohnte. Es wird vermutet, dass sie eine Affinität zu den schwarzköpfigen gehörnten Rassen Großbritanniens besitzt. Allerdings weisen der kurze Schwanz und die graue Farbe eher auf eine Verbindung mit den nordischen kurzschwänzigen Rassen Skandinaviens hin, besonders da auch in dieser Rasse die Lämmer schwarz geboren werden (Ryder, 1983). Gleichzeitig vermutet Ryder (1984) aber auch eine Affinität zu den Zackelschafen des Balkans.

Schafrassen Ungarns

Das bereits 1516 erwähnte Zaupeleschaf, welches in Süddeutschland, Böhmen und Österreich beheimatet war, wurde im 18. Jahrhundert von schwäbischen Siedlern nach Südungarn verbracht und ist hier heute noch als **Cikta** bekannt. Um 1900 war es in Deutschland nahezu ausgestorben. 1941 wurde es letztmals erwähnt und findet sich heute noch unter der Bezeichnung Waldschaf als kleine Population im Bayerischen Wald. Eine größere Gruppe existiert unter der Bezeichnung Sumavkaschaf in der angrenzenden Tschechien und Böhmen (Féhus et al., 1992).

Schafrassen Frankreichs

Die Rasse **Thônes et Martod** (auch Thônet Martod) ist die heimische Rasse der Region der Savoyer Alpen Frankreichs. Sie weist eine hohe Anpassung an die Gebirgslage ihrer Heimat auf (Mason, 1996) und stellt ein rauwolliges Schaf dar, das bis Anfang des Jahrhunderts aus den Rassen Thône und Martod bestand. Seit 1970 haben aber beide Rassen ein gemeinsames Zuchtziel.

Schafrassen Großbritanniens

In Großbritannien sind neben anderen Typen zwei gehörnte Schaftypen, die weiß- und die schwarzköpfigen Schafrassen, zu unterscheiden. Zu den weißköpfigen Rassen, deren Verbreitung vor allem der Süden und Westen Großbritanniens darstellt, zählt die Rasse **Welsh Mountain**, während die Rassen **Scottish Blackface** und **Swaledale** den schwarzköpfigen Rassen zuzuordnen sind (Ryder, 1983). Die Rasse **Exmoor Horn**, auch Porlock genannt, stellt eine autochthone Rasse Exmoors dar, welche aus der Rasse Devon Closewool entstanden ist (Mason, 1996).

Tabelle A: Hoch signifikante Abweichungen (** $p < 0,01$) vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht je Marker und Rasse.

Locus	BAR	RUD	SHK	FTS	BBS	GCH	DML	RHO	OSS	THM	ANO	KAL	KAG	KEF	KIM	LES	ORI	PIL	SFA	SKO	CIK	UME	RAC	UTS	ALT	BER	GDP	LAN	LAT
<i>BM1329</i>															**													**	
<i>BM1824</i>																													
<i>BM8125</i>								**																					
<i>DYMS1</i>				**					**		**																		
<i>HUJ616</i>							**	**	**		**																		
<i>ILSTS11</i>																													
<i>ILSTS28</i>																		**											
<i>ILSTS5</i>				**																									
<i>INRA63</i>																			**							**			
<i>MAF209</i>										**						**													
<i>MAF214</i>															**														
<i>MAF33</i>																													
<i>MAF65</i>																							**	**	**				
<i>MAF70</i>																													
<i>MCM140</i>																													
<i>MCM527</i>		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
<i>OarAE129</i>	**	**	**					**				**	**	**		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
<i>OarCP34</i>			**																										**
<i>OarCP38</i>			**												**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
<i>OarFCB128</i>							**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
<i>OarFCB193</i>																													
<i>OarFCB20</i>																			**	**							**	**	**
<i>OarFCB226</i>						**				**	**					**		**											
<i>OarFCB304</i>						**													**	**									
<i>OarHH47</i>			**			**		**	**															**	**	**			
<i>OarJMP29</i>			**			**																			**				
<i>OarJMP58</i>	**														**		**								**				
<i>OarVH72</i>																										**			
<i>SR-CRSP-1</i>									**				**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
<i>SR-CRSP-5</i>	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
<i>SR-CRSP-9</i>							**																						

Fortsetzung Tabelle A:

Locus	GOR	KAM	PME	POM	WRZ	ZEL	CHU	KKL	RME	RTS	TUR	HER	NAE	NAJ	CLM	MCG	MRS	RBM	REF	SGR	AKK	DAG	KRY	MOR	EXH	SBF	SDL	WMT
BM1329												**															**	
BM1824														**											**			
BM8125													**							**								
DYMS1	**																	**										
HUJ616																												
ILSTS11								**																				
ILSTS28																												
ILSTS5																												
INRA63																								**				
MAF209	**			**			**							**														
MAF214	**																											
MAF33																												
MAF65													**															
MAF70			**				**	**																				
MCM140																												
MCM527	**		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	
OarAE129	**	**				**						**					**		**				**			**		
OarCP34																												
OarCP38		**																										
OarFCB128													**									**		**		**		
OarFCB193																												
OarFCB20						**																						
OarFCB226																												
OarFCB304																								**				
OarHH47			**	**				**	**													**						
OarJMP29								**																**				
OarJMP58			**		**	**	**												**				**		**			
OarVH72																												
SR-CRSP-1					**																							
SR-CRSP-5	**		**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	
SR-CRSP-9																												

Tabelle B: Kopplungsungleichgewichte zwischen den Mikrosatellitenmarkern.

	<i>ILSTS28</i>	<i>MAF209</i>	<i>MAF33</i>	<i>MAF65</i>	<i>MAF70</i>	<i>OarFCB193</i>	<i>OarFCB304</i>	<i>OarFCB20</i>	<i>OarHH47</i>	<i>OarJMP29</i>	<i>SR-CRSP-1</i>	<i>OarFCB226</i>
<i>BM8125</i>												**
<i>DYMS1</i>	**									**		
<i>HUJ616</i>							**				**	
<i>ILSTS11</i>			**									
<i>INRA63</i>	**					**				**		
<i>MAF33</i>												**
<i>MAF65</i>	**											
<i>MAF70</i>	**			**						**		**
<i>OarCP34</i>												**
<i>OarCP38</i>									**			
<i>OarFCB128</i>		**								**		
<i>OarHH47</i>	**	**		**				**		**		
<i>OarJMP58</i>							**			**		
<i>OarVH72</i>										**		

** $p < 0,01$

Tabelle C: PIC-Werte der Mikrosatellitenmarker.

Genort	PIC-Wert
<i>BM1329</i>	0,638
<i>BM1824</i>	0,726
<i>BM8125</i>	0,683
<i>DYMS1</i>	0,848
<i>HUJ616</i>	0,776
<i>ILSTS005</i>	0,668
<i>ILSTS011</i>	0,735
<i>ILSTS28</i>	0,833
<i>INRA63</i>	0,826
<i>MAF209</i>	0,789
<i>MAF214</i>	0,691
<i>MAF33</i>	0,777
<i>MAF65</i>	0,742
<i>MAF70</i>	0,869
<i>MCM140</i>	0,814
<i>MCM527</i>	0,813
<i>OarAE129</i>	0,593
<i>OarCP34</i>	0,771
<i>OarCP38</i>	0,606
<i>OarFCB128</i>	0,786
<i>OarFCB193</i>	0,498
<i>OarFCB20</i>	0,859
<i>OarFCB226</i>	0,787
<i>OarFCB304</i>	0,745
<i>OarHH47</i>	0,810
<i>OarJMP29</i>	0,815
<i>OarJMP58</i>	0,783
<i>OarVH72</i>	0,790
<i>SR-CRSP-1</i>	0,676
<i>SR-CRSP-5</i>	0,539
<i>SR-CRSP-9</i>	0,599
Mittel	0,738

Tabelle D: Anzahl Migranten pro Generation (N_m) (oberhalb der Diagonalen) und genetische Distanz nach Reynolds D_R (unterhalb der Diagonalen).

RASSE	BAR	RUD	SHK	FTS	BBS	GGH	DML	RHO	OSS	THM	ANO	KAL
BAR		21	24	3	6	2	6	3	6	4	9	10
RUD	0,029		23	4	6	2	6	3	7	4	9	10
SHK	0,028	0,028		4	5	2	6	3	6	4	9	10
FTS	0,084	0,075	0,074		3	1	3	2	5	2	3	3
BBS	0,060	0,056	0,064	0,103		1	3	3	3	3	4	4
GGH	0,132	0,137	0,134	0,185	0,176		2	1	1	1	2	2
DML	0,060	0,059	0,056	0,092	0,089	0,151		3	4	3	5	5
RHO	0,091	0,095	0,087	0,137	0,103	0,188	0,101		2	2	3	3
OSS	0,057	0,051	0,055	0,063	0,089	0,159	0,072	0,111		3	5	5
THM	0,075	0,073	0,074	0,112	0,086	0,167	0,084	0,107	0,094		3	4
ANO	0,044	0,044	0,044	0,092	0,073	0,133	0,063	0,103	0,062	0,084		6
KAL	0,042	0,042	0,041	0,084	0,070	0,141	0,068	0,089	0,063	0,077	0,057	
KAG	0,027	0,026	0,024	0,065	0,054	0,130	0,058	0,086	0,051	0,063	0,043	0,034
KEF	0,046	0,045	0,043	0,083	0,078	0,142	0,072	0,093	0,069	0,081	0,046	0,040
KIM	0,040	0,049	0,042	0,082	0,079	0,144	0,072	0,087	0,061	0,078	0,056	0,044
LES	0,040	0,040	0,039	0,081	0,072	0,126	0,071	0,089	0,047	0,069	0,044	0,045
ORI	0,031	0,036	0,026	0,076	0,065	0,124	0,056	0,080	0,054	0,063	0,036	0,030
PIL	0,047	0,041	0,041	0,080	0,076	0,139	0,080	0,102	0,065	0,083	0,053	0,036
SFA	0,056	0,051	0,051	0,102	0,080	0,144	0,079	0,117	0,074	0,092	0,025	0,060
SKO	0,088	0,090	0,083	0,119	0,124	0,189	0,115	0,117	0,109	0,128	0,085	0,086
CIK	0,078	0,078	0,073	0,103	0,093	0,179	0,094	0,116	0,092	0,106	0,076	0,083
UME	0,060	0,053	0,051	0,085	0,088	0,143	0,067	0,099	0,065	0,089	0,057	0,058
RAC	0,056	0,059	0,053	0,089	0,089	0,167	0,079	0,106	0,072	0,081	0,065	0,068
UTS	0,052	0,044	0,045	0,088	0,075	0,146	0,068	0,089	0,064	0,067	0,052	0,056
ALT	0,060	0,059	0,065	0,095	0,085	0,157	0,087	0,113	0,083	0,084	0,063	0,072
BER	0,051	0,049	0,053	0,084	0,065	0,154	0,070	0,082	0,067	0,069	0,050	0,057
GDP	0,046	0,050	0,043	0,077	0,082	0,130	0,058	0,089	0,053	0,062	0,047	0,051
LAN	0,091	0,083	0,089	0,119	0,108	0,200	0,105	0,125	0,104	0,097	0,087	0,089
LAT	0,067	0,063	0,061	0,080	0,092	0,148	0,070	0,108	0,064	0,094	0,055	0,072
GOR	0,051	0,048	0,051	0,086	0,083	0,130	0,076	0,099	0,065	0,075	0,058	0,054
KAM	0,053	0,053	0,048	0,090	0,072	0,141	0,063	0,097	0,059	0,066	0,048	0,052
PME	0,086	0,091	0,090	0,107	0,117	0,170	0,092	0,118	0,106	0,111	0,097	0,086
POM	0,056	0,054	0,053	0,100	0,080	0,142	0,061	0,105	0,071	0,076	0,052	0,062
WRZ	0,075	0,069	0,071	0,121	0,092	0,154	0,097	0,112	0,085	0,096	0,076	0,064
ZEL	0,074	0,076	0,078	0,104	0,096	0,170	0,072	0,110	0,089	0,080	0,077	0,073
CHU	0,049	0,049	0,048	0,086	0,072	0,142	0,052	0,077	0,062	0,065	0,049	0,050
KKL	0,064	0,062	0,063	0,081	0,107	0,156	0,093	0,133	0,058	0,111	0,073	0,072
RME	0,051	0,049	0,046	0,079	0,081	0,131	0,056	0,085	0,060	0,069	0,049	0,060
RTS	0,037	0,036	0,034	0,067	0,061	0,137	0,066	0,077	0,051	0,065	0,042	0,037
TUR	0,036	0,028	0,029	0,069	0,062	0,138	0,055	0,079	0,058	0,060	0,040	0,037
HER	0,055	0,050	0,058	0,078	0,096	0,150	0,085	0,118	0,052	0,109	0,074	0,074
NAE	0,049	0,043	0,043	0,068	0,085	0,132	0,072	0,111	0,034	0,086	0,060	0,061
NAJ	0,052	0,040	0,049	0,076	0,083	0,150	0,080	0,112	0,044	0,085	0,060	0,064
CLM	0,075	0,069	0,066	0,095	0,095	0,149	0,070	0,111	0,077	0,085	0,073	0,082
MCG	0,068	0,069	0,063	0,090	0,084	0,152	0,068	0,097	0,076	0,086	0,066	0,075
MRS	0,049	0,045	0,042	0,077	0,074	0,131	0,054	0,089	0,054	0,074	0,041	0,049
RBM	0,088	0,081	0,081	0,113	0,102	0,181	0,085	0,121	0,087	0,098	0,096	0,097
REF	0,054	0,052	0,046	0,077	0,082	0,131	0,053	0,097	0,065	0,077	0,052	0,049
SGR	0,043	0,042	0,038	0,071	0,062	0,120	0,046	0,080	0,051	0,061	0,040	0,047
AKK	0,063	0,063	0,060	0,076	0,095	0,166	0,077	0,123	0,057	0,101	0,079	0,077
DAG	0,035	0,034	0,034	0,068	0,065	0,117	0,059	0,093	0,040	0,070	0,039	0,041
KRY	0,038	0,034	0,035	0,070	0,061	0,145	0,069	0,091	0,052	0,068	0,048	0,044
MOR	0,042	0,044	0,039	0,055	0,077	0,151	0,064	0,113	0,038	0,092	0,054	0,059
EXH	0,107	0,106	0,104	0,155	0,126	0,168	0,103	0,144	0,130	0,104	0,113	0,122
SBF	0,078	0,078	0,069	0,108	0,091	0,149	0,083	0,094	0,075	0,088	0,077	0,076
SDL	0,093	0,088	0,089	0,125	0,110	0,195	0,100	0,110	0,096	0,117	0,103	0,092
WMT	0,050	0,048	0,048	0,087	0,071	0,134	0,058	0,083	0,060	0,058	0,055	0,050

Fortsetzung Tabelle D:

RASSE	KAG	KEF	KIM	LES	ORI	PIL	SFA	SKO	CIK	UME	RAC	UTS
BAR	25	8	11	11	19	8	6	3	4	6	6	7
RUD	27	8	7	10	13	10	7	3	4	6	6	9
SHK	35	9	10	11	28	10	7	3	4	7	7	9
FTS	5	3	4	4	4	4	3	2	3	3	3	3
BBS	6	4	4	4	5	4	4	2	3	3	3	4
GGH	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	2
DML	6	4	4	4	6	4	4	2	3	5	4	5
RHO	3	3	3	3	4	3	2	2	2	3	3	3
OSS	7	4	6	8	6	5	4	2	3	5	4	5
THM	5	4	4	4	5	3	3	2	3	3	4	5
ANO	9	8	6	9	13	7	30	3	4	6	5	7
KAL	14	11	9	9	19	13	6	3	4	6	5	6
KAG		13	10	20	37	17	8	3	5	8	7	9
KEF	0,035		8	8	20	9	7	3	4	6	5	10
KIM	0,042	0,049		11	14	8	5	3	3	5	5	6
LES	0,029	0,046	0,040		20	11	8	4	4	7	6	7
ORI	0,024	0,030	0,035	0,029		15	10	4	4	9	7	10
PIL	0,032	0,043	0,049	0,038	0,034		6	4	4	5	4	6
SFA	0,049	0,050	0,061	0,046	0,042	0,054		3	3	6	4	5
SKO	0,083	0,088	0,087	0,082	0,075	0,080	0,093		2	3	3	3
CIK	0,068	0,073	0,086	0,078	0,070	0,074	0,085	0,115		5	3	4
UME	0,049	0,055	0,061	0,049	0,045	0,061	0,058	0,099	0,069		4	6
RAC	0,053	0,063	0,063	0,060	0,051	0,073	0,073	0,089	0,093	0,074		6
UTS	0,044	0,041	0,058	0,051	0,042	0,060	0,068	0,099	0,081	0,060	0,055	
ALT	0,058	0,066	0,070	0,061	0,060	0,079	0,074	0,117	0,104	0,077	0,076	0,070
BER	0,040	0,052	0,060	0,048	0,042	0,056	0,061	0,091	0,073	0,066	0,065	0,049
GDP	0,042	0,046	0,049	0,045	0,034	0,052	0,053	0,092	0,076	0,044	0,064	0,048
LAN	0,090	0,090	0,107	0,092	0,082	0,099	0,090	0,120	0,119	0,103	0,099	0,091
LAT	0,055	0,064	0,072	0,056	0,056	0,068	0,067	0,102	0,095	0,065	0,077	0,065
GOR	0,040	0,047	0,056	0,048	0,040	0,052	0,070	0,082	0,076	0,056	0,058	0,050
KAM	0,042	0,054	0,055	0,048	0,041	0,063	0,059	0,107	0,078	0,053	0,071	0,051
PME	0,079	0,086	0,085	0,090	0,079	0,094	0,099	0,124	0,098	0,049	0,111	0,089
POM	0,047	0,056	0,059	0,059	0,048	0,076	0,065	0,117	0,082	0,067	0,073	0,049
WRZ	0,071	0,078	0,079	0,069	0,070	0,077	0,088	0,124	0,094	0,077	0,103	0,081
ZEL	0,068	0,077	0,070	0,080	0,064	0,089	0,089	0,120	0,105	0,064	0,087	0,075
CHU	0,048	0,047	0,055	0,051	0,041	0,062	0,065	0,094	0,075	0,053	0,070	0,045
KKL	0,060	0,075	0,061	0,053	0,062	0,067	0,083	0,111	0,101	0,074	0,078	0,078
RME	0,048	0,056	0,051	0,048	0,042	0,065	0,063	0,090	0,075	0,040	0,067	0,048
RTS	0,030	0,034	0,042	0,035	0,029	0,038	0,050	0,070	0,068	0,047	0,049	0,043
TUR	0,027	0,032	0,038	0,033	0,025	0,039	0,047	0,074	0,063	0,041	0,052	0,036
HER	0,055	0,078	0,066	0,064	0,067	0,068	0,083	0,112	0,106	0,075	0,080	0,073
NAE	0,041	0,066	0,055	0,037	0,049	0,060	0,063	0,104	0,091	0,062	0,066	0,065
NAJ	0,046	0,069	0,064	0,049	0,055	0,057	0,074	0,102	0,092	0,070	0,067	0,056
CLM	0,064	0,074	0,078	0,070	0,058	0,083	0,075	0,122	0,097	0,066	0,077	0,069
MCG	0,058	0,073	0,073	0,060	0,061	0,079	0,077	0,107	0,096	0,067	0,077	0,069
MRS	0,037	0,046	0,053	0,042	0,039	0,049	0,046	0,094	0,068	0,037	0,071	0,049
RBM	0,079	0,092	0,089	0,081	0,084	0,092	0,099	0,140	0,124	0,092	0,089	0,084
REF	0,042	0,051	0,061	0,047	0,042	0,052	0,052	0,098	0,075	0,031	0,074	0,058
SGR	0,037	0,050	0,051	0,040	0,035	0,047	0,047	0,088	0,079	0,045	0,059	0,049
AKK	0,061	0,079	0,067	0,060	0,063	0,083	0,091	0,125	0,110	0,084	0,067	0,070
DAG	0,031	0,037	0,040	0,026	0,029	0,038	0,045	0,081	0,072	0,046	0,048	0,042
KRY	0,034	0,046	0,041	0,036	0,032	0,040	0,052	0,077	0,075	0,050	0,052	0,050
MOR	0,041	0,064	0,049	0,044	0,043	0,058	0,063	0,096	0,084	0,060	0,052	0,061
EXH	0,104	0,128	0,119	0,108	0,101	0,124	0,131	0,164	0,147	0,131	0,139	0,108
SBF	0,071	0,080	0,079	0,070	0,069	0,082	0,095	0,120	0,100	0,086	0,093	0,074
SDL	0,092	0,096	0,091	0,097	0,085	0,115	0,120	0,138	0,131	0,100	0,101	0,085
WMT	0,045	0,055	0,054	0,051	0,039	0,059	0,066	0,090	0,081	0,062	0,062	0,049

Fortsetzung Tabelle D:

RASSE	ALT	BER	GDP	LAN	LAT	GOR	KAM	PME	POM	WRZ	ZEL	CHU
BAR	6	7	8	3	5	7	7	3	6	4	4	8
RUD	6	7	7	3	5	8	7	3	6	5	4	8
SHK	5	7	9	3	5	7	8	3	7	4	4	8
FTS	3	3	4	2	4	3	3	2	3	2	3	3
BBS	3	5	4	2	3	3	4	2	4	3	3	4
GGH	2	2	2	1	2	2	2	1	2	2	1	2
DML	3	4	6	3	4	4	5	3	5	3	4	7
RHO	2	4	3	2	2	3	3	2	3	2	2	4
OSS	4	5	7	3	5	5	6	3	4	3	3	5
THM	3	4	5	3	3	4	5	2	4	3	4	5
ANO	5	7	8	3	6	6	8	3	7	4	4	8
KAL	4	6	7	3	4	7	7	3	5	5	4	8
KAG	6	11	9	3	6	11	10	4	8	4	5	8
KEF	5	7	8	3	5	8	6	3	6	4	4	8
KIM	5	6	8	3	4	6	6	3	6	4	4	6
LES	5	8	8	3	6	8	8	3	6	4	4	7
ORI	6	10	15	4	6	11	10	4	8	4	5	10
PIL	4	6	7	3	5	7	5	3	4	4	3	5
SFA	4	5	7	3	5	4	6	3	5	3	3	5
SKO	2	3	3	2	3	4	2	2	2	2	2	3
CIK	3	4	4	2	3	4	4	3	4	3	3	4
UME	4	5	9	3	5	6	7	8	5	4	5	7
RAC	4	5	5	3	4	6	4	2	4	3	3	4
UTS	5	8	8	3	5	7	7	3	8	4	4	9
ALT		5	6	3	4	5	4	2	5	3	3	6
BER	0,065		8	3	5	6	5	3	6	4	4	8
GDP	0,058	0,047		3	6	7	9	4	8	4	5	13
LAN	0,095	0,084	0,086		3	3	3	2	3	2	2	3
LAT	0,083	0,068	0,056	0,105		4	4	3	5	3	3	7
GOR	0,069	0,057	0,052	0,097	0,071		5	3	5	3	4	6
KAM	0,074	0,060	0,043	0,096	0,070	0,064		4	12	5	6	7
PME	0,112	0,103	0,069	0,139	0,094	0,084	0,080		3	2	4	4
POM	0,070	0,056	0,048	0,106	0,069	0,069	0,038	0,094		4	5	9
WRZ	0,088	0,081	0,076	0,113	0,105	0,085	0,066	0,116	0,079		3	5
ZEL	0,093	0,079	0,061	0,107	0,086	0,082	0,055	0,076	0,068	0,106		5
CHU	0,057	0,048	0,036	0,088	0,053	0,055	0,051	0,076	0,045	0,068	0,064	
KKL	0,095	0,078	0,065	0,122	0,084	0,072	0,074	0,105	0,083	0,108	0,099	0,078
RME	0,057	0,055	0,033	0,086	0,063	0,051	0,047	0,065	0,051	0,068	0,058	0,041
RTS	0,058	0,037	0,034	0,078	0,056	0,045	0,043	0,076	0,050	0,068	0,058	0,043
TUR	0,050	0,040	0,037	0,073	0,054	0,039	0,042	0,075	0,050	0,068	0,064	0,036
HER	0,082	0,079	0,065	0,115	0,067	0,075	0,077	0,105	0,082	0,108	0,093	0,073
NAE	0,071	0,066	0,055	0,110	0,066	0,062	0,059	0,103	0,068	0,084	0,088	0,065
NAJ	0,078	0,065	0,061	0,105	0,064	0,066	0,062	0,109	0,068	0,094	0,088	0,063
CLM	0,087	0,072	0,053	0,105	0,081	0,084	0,060	0,104	0,075	0,099	0,080	0,063
MCG	0,083	0,062	0,056	0,108	0,063	0,072	0,068	0,093	0,070	0,102	0,077	0,060
MRS	0,059	0,054	0,035	0,085	0,044	0,055	0,042	0,064	0,048	0,069	0,061	0,037
RBM	0,100	0,087	0,076	0,130	0,089	0,095	0,083	0,114	0,086	0,109	0,097	0,081
REF	0,068	0,064	0,033	0,094	0,048	0,061	0,050	0,052	0,056	0,073	0,065	0,040
SGR	0,058	0,041	0,034	0,084	0,039	0,055	0,040	0,073	0,044	0,072	0,062	0,031
AKK	0,083	0,070	0,066	0,117	0,088	0,074	0,076	0,128	0,084	0,116	0,085	0,081
DAG	0,055	0,044	0,036	0,085	0,053	0,048	0,043	0,083	0,049	0,069	0,067	0,047
KRY	0,057	0,052	0,044	0,073	0,060	0,049	0,048	0,081	0,056	0,077	0,068	0,045
MOR	0,067	0,059	0,050	0,101	0,063	0,058	0,057	0,099	0,066	0,092	0,080	0,061
EXH	0,105	0,108	0,106	0,142	0,126	0,116	0,096	0,155	0,100	0,124	0,117	0,087
SBF	0,080	0,069	0,066	0,096	0,075	0,087	0,069	0,127	0,078	0,088	0,091	0,062
SDL	0,105	0,093	0,083	0,110	0,110	0,102	0,090	0,138	0,086	0,103	0,103	0,087
WMT	0,067	0,050	0,044	0,074	0,065	0,058	0,040	0,092	0,054	0,062	0,061	0,039

Fortsetzung Tabelle D:

RASSE	KKL	RME	RTS	TUR	HER	NAE	NAJ	CLM	MCG	MRS	RBM	REF
BAR	5	7	12	13	7	8	7	4	5	8	3	6
RUD	5	7	12	21	7	9	10	5	4	8	4	7
SHK	5	8	15	20	6	10	7	5	5	10	4	8
FTS	4	4	5	4	4	5	4	3	3	4	2	4
BBS	2	4	5	5	3	3	4	3	3	4	3	4
GGH	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2
DML	3	6	5	6	3	4	4	4	5	7	3	7
RHO	2	3	4	4	2	2	2	2	3	3	2	3
OSS	6	6	7	6	7	15	9	4	4	7	3	5
THM	2	5	5	6	2	3	3	3	3	4	3	4
ANO	4	7	10	10	4	6	5	4	5	10	3	7
KAL	4	6	12	12	4	6	5	4	4	8	3	7
KAG	6	8	19	24	6	10	8	5	6	12	4	9
KEF	4	6	14	16	4	5	5	4	4	8	3	7
KIM	5	7	10	12	5	7	5	4	4	7	3	5
LES	7	8	14	16	5	13	7	4	6	10	4	8
ORI	5	10	22	33	5	8	6	6	5	11	3	10
PIL	5	5	12	11	5	6	6	4	4	8	3	7
SFA	4	5	7	8	4	5	4	4	4	8	3	7
SKO	2	3	4	4	2	3	3	2	2	3	2	3
CIK	3	4	5	5	3	3	3	3	3	5	2	4
UME	4	11	8	10	4	5	4	5	5	13	3	17
RAC	4	5	8	7	4	5	5	4	4	4	3	4
UTS	4	8	10	14	4	5	6	5	5	8	3	6
ALT	3	6	6	7	4	4	4	3	4	6	3	5
BER	4	6	13	11	4	5	5	4	5	7	3	5
GDP	5	15	15	12	5	6	5	7	6	14	4	15
LAN	2	3	4	4	2	2	3	3	2	3	2	3
LAT	3	5	6	6	5	5	5	4	5	9	3	8
GOR	4	7	9	11	4	5	5	3	4	6	3	5
KAM	4	8	9	9	4	6	5	5	5	10	3	7
PME	3	5	4	4	3	3	2	3	3	5	2	7
POM	3	7	7	7	4	5	5	4	4	8	3	6
WRZ	2	5	5	5	2	4	3	3	3	5	2	4
ZEL	3	6	6	5	3	3	3	4	4	5	3	5
CHU	4	10	9	13	4	5	5	5	6	12	4	11
KKL		5	6	6	5	6	6	3	4	4	2	4
RME	0,068		11	14	4	6	5	5	5	12	3	12
RTS	0,055	0,039		40	6	8	9	5	6	10	4	9
TUR	0,059	0,034	0,024		6	7	7	6	6	12	4	11
HER	0,067	0,071	0,057	0,059		12	24	3	4	5	2	4
NAE	0,058	0,061	0,050	0,053	0,039		14	4	4	7	3	5
NAJ	0,060	0,065	0,045	0,050	0,028	0,035		4	4	5	3	4
CLM	0,093	0,065	0,062	0,059	0,091	0,077	0,080		3	6	3	5
MCG	0,080	0,062	0,059	0,057	0,076	0,071	0,072	0,084		7	3	6
MRS	0,077	0,038	0,041	0,037	0,068	0,054	0,061	0,057	0,051		4	125
RBM	0,108	0,086	0,075	0,079	0,108	0,093	0,097	0,085	0,090	0,077		4
REF	0,078	0,038	0,042	0,038	0,072	0,062	0,072	0,064	0,055	0,019	0,080	
SGR	0,067	0,041	0,035	0,037	0,058	0,050	0,050	0,054	0,041	0,027	0,066	0,030
AKK	0,071	0,073	0,064	0,070	0,067	0,045	0,059	0,082	0,077	0,075	0,096	0,088
DAG	0,052	0,045	0,029	0,035	0,051	0,032	0,040	0,060	0,056	0,040	0,076	0,045
KRY	0,057	0,049	0,028	0,029	0,049	0,049	0,041	0,065	0,064	0,039	0,085	0,046
MOR	0,048	0,059	0,044	0,048	0,046	0,029	0,042	0,071	0,070	0,050	0,086	0,059
EXH	0,130	0,099	0,111	0,098	0,138	0,123	0,126	0,113	0,116	0,101	0,129	0,115
SBF	0,092	0,064	0,068	0,066	0,087	0,087	0,082	0,086	0,080	0,066	0,107	0,076
SDL	0,106	0,079	0,081	0,084	0,105	0,105	0,107	0,117	0,102	0,097	0,124	0,096
WMT	0,070	0,043	0,044	0,040	0,073	0,061	0,065	0,059	0,064	0,045	0,073	0,055

Fortsetzung Tabelle D:

RASSE	SGR	AKK	DAG	KRY	MOR	EXH	SBF	SDL	WMT
BAR	10	6	14	12	10	2	4	3	7
RUD	9	6	14	14	9	2	4	3	8
SHK	12	7	14	14	11	3	4	3	8
FTS	4	4	5	4	6	2	2	2	3
BBS	5	3	5	5	4	2	3	2	4
GGH	2	1	2	2	2	1	2	1	2
DML	8	4	6	4	5	3	4	3	6
RHO	4	2	3	3	2	2	3	2	4
OSS	7	7	11	7	12	2	4	3	6
THM	5	3	4	5	3	3	3	2	6
ANO	11	4	11	8	6	2	4	3	6
KAL	8	5	10	9	6	2	4	3	7
KAG	12	6	18	15	10	3	4	3	9
KEF	7	4	12	8	5	2	4	3	6
KIM	7	6	11	10	8	2	4	3	6
LES	11	7	29	12	9	2	4	3	7
ORI	14	6	21	17	9	3	5	3	11
PIL	8	4	12	11	6	2	4	2	6
SFA	8	3	9	7	5	2	3	2	5
SKO	3	2	4	4	3	1	2	2	3
CIK	4	3	4	4	3	2	3	2	4
UME	9	4	8	7	6	2	3	3	5
RAC	6	6	8	7	7	2	3	3	5
UTS	8	5	10	8	5	2	4	3	8
ALT	6	4	6	6	5	3	4	3	5
BER	10	5	9	7	6	2	4	3	7
GDP	15	6	13	9	7	2	5	3	9
LAN	3	2	3	4	3	2	3	2	4
LAT	11	4	7	6	5	2	4	2	5
GOR	6	5	8	8	6	2	3	3	6
KAM	10	5	9	8	6	3	4	3	11
PME	4	2	4	4	3	2	2	2	3
POM	9	4	8	6	5	3	4	3	7
WRZ	4	2	5	4	3	2	3	3	5
ZEL	5	4	5	5	4	2	3	3	5
CHU	18	4	8	9	6	3	5	3	11
KKL	5	5	7	6	8	2	3	3	4
RME	10	5	9	8	6	3	5	4	9
RTS	14	6	21	22	9	2	5	4	9
TUR	12	5	14	21	8	3	5	3	11
HER	6	6	7	8	8	2	3	3	4
NAE	8	13	19	8	22	2	3	3	5
NAJ	7	7	11	10	10	2	4	2	5
CLM	7	4	6	5	4	2	3	2	6
MCG	10	4	6	5	4	2	4	3	5
MRS	26	5	11	11	7	3	5	3	9
RBM	5	3	4	3	3	2	2	2	4
REF	19	4	9	8	6	2	4	3	6
SGR		5	17	12	8	3	6	3	14
AKK	0,068		11	6	19	2	4	3	5
DAG	0,032	0,048		13	15	2	5	3	8
KRY	0,038	0,066	0,036		11	3	5	3	9
MOR	0,047	0,038	0,034	0,040		2	3	3	6
EXH	0,091	0,131	0,111	0,104	0,120		3	2	4
SBF	0,057	0,089	0,067	0,066	0,083	0,099		4	7
SDL	0,088	0,104	0,085	0,084	0,100	0,133	0,075		4
WMT	0,035	0,075	0,046	0,044	0,056	0,076	0,053	0,076	

Tabelle E: Allelfrequenzen Marker *OarFCB193*.

Rasse	Allel (bp)															
	95	97	101	103	105	107	109	111	113	115	117	119	121	123	125	127
BAR	0,03			0,18				0,02	0,02	0,52	0,07		0,02	0,10		
RUD	0,03			0,10		0,02	0,05		0,02	0,52	0,05			0,07	0,07	
SHK	0,05			0,16			0,02			0,60	0,03			0,08	0,02	0,02
FTS		0,03		0,03			0,03			0,91						
BBS				0,06			0,05	0,07		0,75	0,07					
GGH				0,19					0,02	0,05						0,03
DML				0,11	0,02					0,71	0,16					
RHO										0,93	0,07					
OSS				0,24			0,02		0,05	0,50	0,05		0,03	0,05	0,03	
THM									0,02	0,88	0,02		0,04	0,02		0,02
ANO				0,34						0,51	0,03	0,03		0,02	0,05	
KAL		0,07		0,15		0,03			0,02	0,56	0,03			0,08	0,02	
KAG		0,02		0,08			0,05		0,08	0,62	0,05			0,05		0,03
KEF		0,05		0,03		0,05	0,02	0,02		0,67	0,07			0,03	0,03	0,03
KIM		0,10		0,03			0,03	0,03		0,69				0,02	0,08	
LES		0,02		0,19	0,03	0,02	0,02		0,02	0,40	0,07			0,08		0,05
ORI		0,02		0,14	0,02	0,02		0,02	0,02	0,62				0,06	0,02	0,02
PIL				0,15			0,03		0,03	0,57	0,02	0,03		0,08	0,02	0,02
SFA				0,33	0,02			0,02		0,43	0,02	0,03		0,05	0,05	
SKO		0,02		0,13						0,85						
CIK				0,13						0,87						
UME				0,21	0,02			0,02		0,68	0,05			0,02		
RAC							0,16			0,73	0,11					
UTS				0,05			0,02	0,07		0,76	0,07		0,03			
ALT				0,02						0,75	0,23					
BER		0,02		0,02					0,07	0,84		0,02		0,03		
GDP				0,22			0,02			0,72	0,02			0,02		
LAN				0,02					0,02	0,94	0,02					
LAT				0,16						0,56	0,07	0,02			0,07	0,02
GOR				0,02			0,07			0,83	0,08					
KAM				0,27						0,61	0,05	0,07				
PME				0,10						0,85	0,05					
POM				0,21		0,02				0,52	0,07			0,05	0,08	
WRZ		0,02		0,18		0,02	0,07			0,47		0,03	0,18			
ZEL				0,13					0,02	0,83	0,02					
CHU						0,02			0,05	0,86	0,05		0,02			
KKL										0,76				0,08	0,02	0,12
RME				0,07					0,02	0,78	0,10			0,03		
RTS		0,03		0,08			0,03	0,02	0,02	0,76	0,02		0,02			0,02
TUR				0,02			0,02			0,88	0,05					
HER				0,02						0,46	0,21	0,02		0,07	0,07	0,03
NAE				0,05			0,02	0,02	0,02	0,22	0,10	0,02	0,03	0,03	0,12	0,19
NAJ			0,02	0,03		0,03			0,03	0,49	0,10	0,05		0,07	0,11	0,05
CLM									0,02	0,88	0,08					0,02
MCG				0,31	0,02		0,02			0,49	0,05			0,11		
MRS				0,23						0,70	0,07					
RBM				0,02						0,62	0,31			0,03		0,02
REF				0,27						0,62	0,11					
SGR				0,19	0,02		0,02			0,52	0,13		0,02	0,03	0,02	
AKK				0,06						0,67	0,12	0,15				
DAG		0,05		0,24			0,03		0,05	0,31	0,07			0,07	0,11	0,02
KRY				0,02			0,05			0,83	0,08	0,02				
MOR				0,24						0,70	0,02	0,02	0,02			
EXH									0,02	0,98						
SBF									0,02	0,93	0,05					
SDL									0,02	0,96	0,02					
WMT									0,02	0,88	0,10					

Fortsetzung Tabelle E:

Rasse	Allel (bp)						
	129	131	133	135	137	139	141
BAR	0,02		0,02				
RUD	0,07						
SHK		0,02					
FTS							
BBS							
GGH	0,37	0,32	0,02				
DML							
RHO							
OSS	0,03						
THM							
ANO	0,02						
KAL		0,02			0,02		
KAG		0,02					
KEF							
KIM							0,02
LES	0,03						0,07
ORI	0,02		0,02				
PIL	0,05						
SFA	0,05						
SKO							
CIK							
UME							
RAC							
UTS							
ALT							
BER							
GDP							
LAN							
LAT	0,10						
GOR							
KAM							
PME							
POM		0,05					
WRZ		0,03					
ZEL							
CHU							
KKL	0,02						
RME							
RTS							
TUR	0,03						
HER	0,10				0,02		
NAE	0,12	0,02	0,02		0,02		
NAJ						0,02	
CLM							
MCG							
MRS							
RBM							
REF							
SGR	0,03	0,02					
AKK							
DAG		0,03		0,02			
KRY							
MOR							
EXH							
SBF							
SDL							
WMT							

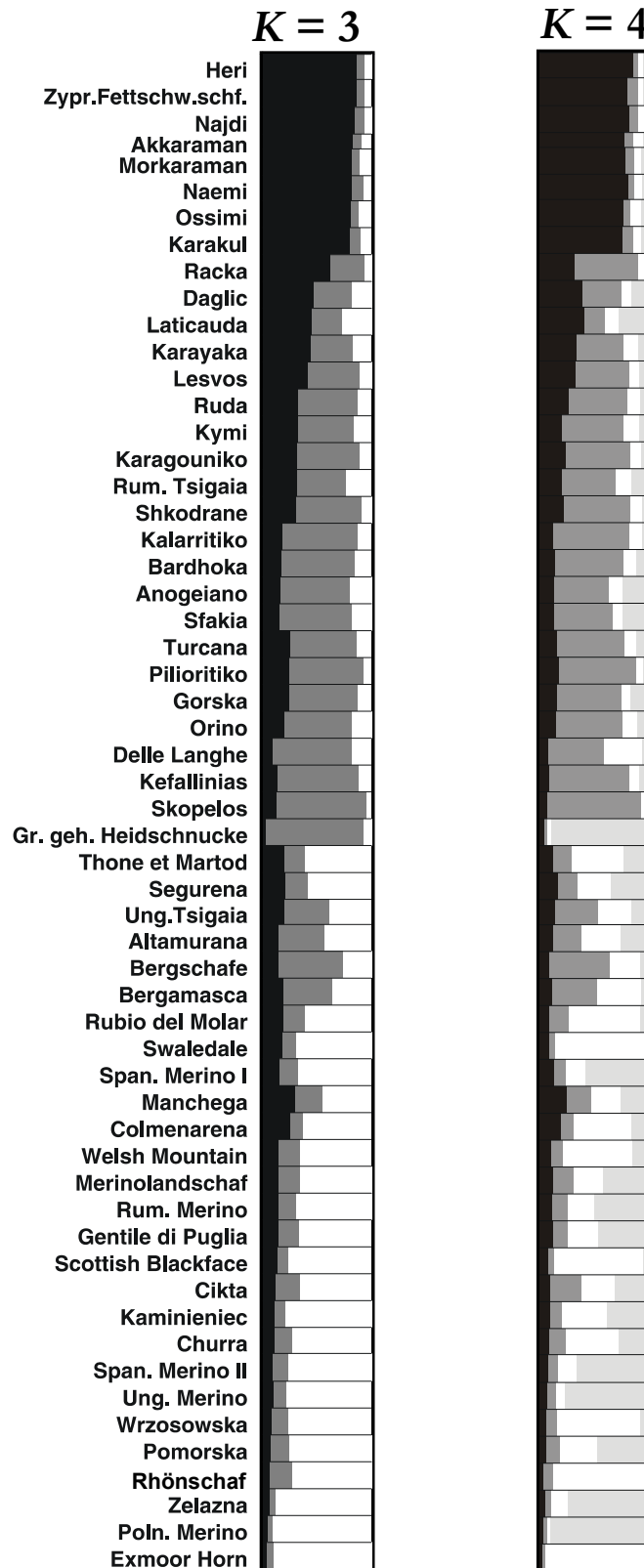


Abbildung E: Verteilung der Rassen beispielhaft an einem Lauf bei Annahme von $K = 3$ bzw. $K = 4$ Subpopulationen.

Schwarz entspricht den Fettschwanzschafen, dunkelgrau den Zackel-/Tsigiaia-/Rudaschafen, hellgrau größtenteils den Merino- und den polnischen Rassen (Ausnahme bildet hier die Graue gehörnte Heidschnucke) und weiß den nordwest- und westeuropäischen Rassen.

DANKSAGUNG

Ich danke Herrn Prof. Dr. G. Erhardt für die Betreuung der Arbeit und die Möglichkeit, Teil eines EU-Projekts gewesen zu sein, aber auch für die Förderung und konstruktive Kritik bei der Durchsicht des Manuskripts und der Anfertigung von Veröffentlichungen.

Allen Mitarbeiterinnen und den wenigen Mitarbeitern des Instituts für Tierzucht und Haustiergenetik gilt mein besonderer Dank, da sie mir auf ihre freundliche und aufgeschlossene Art stets mit Rat und Tat zur Seite standen, dabei fast nie die Nerven verloren und meine Zeit als Doktorandin unvergesslich machten. Besonderer Dank richtet sich an S. Wack, die mir half, den Probenaufwand am ALF und ABI zu bewältigen und an Dr. Ch. Weimann, die mich mit Engelsgeduld in die Geheimnisse der Typisierung einweihte, aber auch an Dr. E.-M. Prinzenberg, die mir unterstützend zur Seite stand. Des Weiteren bedanke ich mich bei Prof. Waßmuth für die Hilfe bei der Recherche zur Zuchtgeschichte der Schafrassen. Neben allen anderen möchte ich mich ganz herzlich bei Herrn PD Dr. H. Brandt bedanken, der mich mit seiner geduldigen und aufgeschlossenen Art statistisch (und moralisch) betreute und auch bei noch so ausgefallenen Wünschen nie die Geduld verlor.

Weiterhin danke ich allen Partnern und Kontributoren des ECONOGENE Projekts, zum einen für das Überlassen der Proben, aber auch für die angenehme und kollegiale Zeit während des Projektes. Besonderer Dank gilt T. Perez und M. Bruford von der Universität in Cardiff bzw. S. Dalamitra und G. Hewitt von der Universität in Norwich für das Überlassen der Typisierungsergebnisse der weiteren 21 Marker. Darüber hinaus bedanke ich mich bei allen Schafzüchtern, die zum Gelingen dieser Arbeit und des gesamten Projektes beigetragen haben, indem sie Blutproben ihrer Tiere (und oft auch ein heißes Getränk) zur Verfügung stellten.

Für die Unterstützung bei der Berechnung der STRUCTURE-Analysen bedanke ich mich bei Frau Kattner vom Hochschulrechenzentrum der JLU Gießen.

Besonderer Dank gilt meinen vier Eltern, da Sie meine Entscheidungen stets respektiert und unterstützt haben und mir mein Studium ermöglichten.

Ein besonderes Anliegen ist es mir zum Schluss meinen Freunden und vor allem Markus für die moralische Unterstützung während der Arbeit zu danken.

Die Untersuchungen wurden aus Mitteln der Europäischen Union im Rahmen des ECONOGENE-Projektes (QLK5-CT-2001-02461) finanziert.

Ich erkläre:

Ich habe die vorgelegte Dissertation selbständig und ohne unerlaubte fremde Hilfe und nur mit den Hilfen angefertigt, die ich in der Dissertation angegeben habe. Alle Textstellen, die wörtlich oder sinngemäß aus veröffentlichten oder nicht veröffentlichten Schriften entnommen sind, und alle Angaben, die auf mündlichen Auskünften beruhen, sind als solche kenntlich gemacht. Bei den von mir durchgeführten und in der Dissertation erwähnten Untersuchungen habe ich die Grundsätze guter wissenschaftlicher Praxis, wie sie in der "Satzung der Justus-Liebig-Universität Gießen zur Sicherung guter wissenschaftlicher Praxis" niedergelegt sind, eingehalten.



ECONOGENE

Fotos: S. Jones (The Sheep Trust), I. Anton & C. Peter

édition scientifique
VVB LAUFERSWEILER VERLAG

VVB LAUFERSWEILER VERLAG
GLEIBERGER WEG 4
D-35435 WETTENBERG

Tel: +49-(0)6406-4413 Fax: -72757
redaktion@doktorverlag.de
www.doktorverlag.de

ISBN 3-8359-5006-1

